

N^o

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André BARGUES

Assistant de Physiologie végétale à la Faculté des Sciences de Bordeaux.

PREMIÈRE THÈSE :

Recherches sur les feuilles du Pin maritime.

DEUXIÈME THÈSE :

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le juin 1929 devant la Commission d'examen.

MM. DEVAUX.....	<i>Président.</i>
CHAINE.....	{ <i>Examineurs.</i>
DAGUIN.....	

BORDEAUX

IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ

Y. CADORET

3, PLACE SAINT-CHRISTOLY, 3

1929



Digitized by the Internet Archive
in 2026

N°
—

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André BARGUES

Assistant de Physiologie végétale à la Faculté des Sciences de Bordeaux.

PREMIÈRE THÈSE :

Recherches sur les feuilles du Pin maritime.

DEUXIÈME THÈSE :

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le juin 1929 devant la Commission d'examen.

MM. DEVAUX.....	<i>Président.</i>
CHAINE.....	} <i>Examineurs.</i>
DAGUIN.....	

BORDEAUX

IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ

Y. CADORET

3, PLACE SAINT-CHRISTOLY, 3

1929

UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

FACULTÉ DES SCIENCES

MM.

Doyen..... **COUSIN**..... Calcul infinitésimal et Analyse.
supérieure.

Doyens honoraires... { **PADÉ**..... Recteur de l'Académie de Dijon
PICART..... Astronomie approfondie.
FALLOT.

Professeurs honoraires... { **BÉNARD**.
VÈZES.

Professeurs.. { **SAUVAGEAU** . Botanique.
VIGOUROUX . Chimie industrielle.
DEVAUX..... Physiologie végétale.
GUINCHANT . Physique générale.
PICART..... Astronomie.
RICHARD.... Chimie organique.
CHAIÑE Anatomie comparée et Embryo-
génie.
FOCH..... Physique expérimentale.
DUPONT..... Chimie minérale.
BOUNHIOL... Zoologie et Physiologie animale.
TROUSSET... Mécanique rationnelle.
MERCIER.... Physique P. C. N.
DAGUIN..... Géologie et Minéralogie.

Professeurs sans chaire.. { **BOURGUEL** .. Chimie générale.
FEYTAUD.... Zoologie.

Maître de conférences.. **GENEVOIS**... Chimie physiologique appliquée,

Secrétaire... **BEAUDUN**.



A MON MAITRE

MONSIEUR LE PROFESSEUR HENRI DEVAUX

Je dédie ce travail, comme un
témoignage de ma respectueuse
et vive gratitude.

PREMIÈRE THÈSE

**Recherches sur les feuilles
du Pin maritime.**

ERRATA

- Page 18, ligne 32, *au lieu de* : huit, *lire* : des.
- Page 19, ligne 14, *au lieu de* : Fig. I, *lire* : Fig. I, 1.
- Page 19, ligne 18, *au lieu de* : Fig. II, *lire* : Fig. I, 2.
- Page 19, ligne 30, *au lieu de* : Fig. III, *lire* : Fig. I, 3.
- Page 19, ligne 33, *au lieu de* : Fig. III, *lire* : Fig. I, 3.
- Page 21, ligne 32, *au lieu de* : Fig. V, *lire* : Fig. I, 5.
- Page 25, ligne 19, *au lieu de* : Fig. 10, *lire* : Fig. III, 10.
- Page 35, ligne 13, *au lieu de* : sans cuticule, *lire* : à cuticule mince.
- Page 37, ligne 37, *au lieu de* : ellules, *lire* : cellules.
- Page 38, ligne 6, *au lieu de* : 26, *lire* : 25.
- Page 47, ligne 11, *au lieu de* : Fig. XVI, *lire* : Fig. XII.
- Page 54, ligne 10, *au lieu de* : Fig. I, *lire* : Fig. XIX.
- Page 55, ligne 29, *au lieu de* : b' , *lire* : b_1 .
- Page 55, ligne 36, *au lieu de* : b' , *lire* : b_1 .
- Page 59, ligne 21, *au lieu de* : égales, *lire* : égales ou accrues.
- Page 92, lignes 7 et 8, *au lieu de* : indirect, *lire* : direct.
- Page 94, ligne 10, *au lieu de* : p. 117, *lire* : p. 122.
- Page 95, ligne 36, *au lieu de* : Fig. XXVIII, p. 119, *lire* : Fig. XXX, p. 126.
- Page 98, ligne 28, *au lieu de* : Fig. VII, B c, *lire* : Fig. XXX, 4, 5.
- Page 98, ligne 29, *au lieu de* : protosynthèse, *lire* : photosynthèse.
- Page 104, ligne 23, *au lieu de* : complètement, *lire* : presque complètement.
- Page 130, ligne 13, *au lieu de* : Fig. XXX, A, *lire* : Fig. XXXI, A.
- Page 130, ligne 24, *au lieu de* : Fig. XXX, *lire* : Fig. XXVIII.
- Page 130, ligne 31, *au lieu de* : Fig. XXX, *lire* : Fig. XXXI, C.

INTRODUCTION

La vitalité du Pin maritime a frappé tous les observateurs; non seulement il prospère en superbes forêts sur le sable des dunes où aucun autre arbre ne pourrait seulement végéter, mais encore il s'avance à l'extrême bord du rivage, battu par le vent du large.

Il est vrai que dans cette zone agitée il n'a pas son port majestueux; méconnaissable, il rampe formant des buissons rabougris et malingres, sans cesse mutilés par l'embrun salé qui corrode ses bourgeons.

Existe-t-il dans cet arbre, et spécialement dans ses feuilles, quelque particularité pouvant concourir à lui assurer une vigueur si remarquable? Telle est une des questions qui m'ont déterminé, depuis 1908, à poursuivre les présentes recherches.

On pourrait penser que la feuille seule, et d'une unique espèce de plantes, fût-elle de l'importance du Pin maritime, constitue un sujet d'étude par trop restreint. Il n'en est rien. Bien d'autres recherches pourront encore être faites sur ce même sujet sans l'épuiser.

D'ailleurs, l'étude d'un objet encore plus étroit qu'une espèce, celle d'un seul et même individu suivie longtemps, présente un intérêt considérable. Je n'en veux d'autre preuve qu'un fait bien suggestif. Je l'emprunte à ma distinguée collègue, M^{lle} H. Barraud. Elle a constaté sur les Pins laricio d'Autriche de la forêt domaniale de La Coubre que :

« La rotation de l'essence de térébenthine est bien posi-

tive pour certains individus et dans le cas du pin A₁₃, l'essence, qui se montre dextrogyre dans les quatre premières amasses (1), devient lévogyre en 5^e amasse pour reprendre une rotation positive en 6^e amasse. » (Marcelle-Hélène Barraud, *Contribution à l'étude des essences de térébenthine*, p. 25.)

Une aussi profonde modification dans les propriétés physico-chimiques de la sécrétion en suppose d'autres dans la physiologie et peut-être même dans l'anatomie des cellules ; elle démontre en tout cas l'utilité ou plutôt la nécessité d'études poursuivies longtemps sur des sujets d'apparence fort restreints.

Je suis heureux d'exprimer ma reconnaissance à M. le professeur Richard, qui a eu la bonté de nous autoriser, mon excellent collègue M. Faucouneau et moi, à effectuer dans son laboratoire toutes les analyses que comportent ces recherches.

Également, je remercie de tout cœur M. le comte de La Chesnaye, MM. les professeurs Beille, Bounhiol, Dupont, Leconte et M. le Conservateur des Eaux et Forêts Buffault, qui ont bien voulu m'envoyer ou m'apporter eux-mêmes des échantillons de Gymnospermes en parfait état.

J'ai fait ce travail au Laboratoire de physiologie végétale de la Faculté des sciences de l'Université de Bordeaux. Son chef, M. le professeur H. Devaux, a bien voulu m'y accueillir en 1908, en qualité d'étudiant travaillant à un diplôme d'études supérieures ; depuis, il m'a fait le grand honneur de me choisir pour assistant. Il n'a cessé de me donner les plus précieux encouragements. Je le prie de bien vouloir trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

(1) Amasse est un terme technique qui signifie récolte partielle.

BUT ET DIVISION DE CE TRAVAIL

La feuille des Pins a été l'objet de nombreux travaux émanant d'auteurs d'une valeur incontestée; dès lors, était-il bien nécessaire de consacrer une nouvelle étude à ce sujet qui devrait être connu jusque dans ses moindres détails?

La plupart de nos prédécesseurs ont envisagé des objets d'une grande étendue, et se sont placés, soit au point de vue morphologique, soit au point de vue physiologique.

Nous nous sommes proposé d'examiner un sujet d'étendue à dessein plus restreinte, mais de le traiter successivement aux deux points de vue morphologique d'abord et physiologique ensuite.

Nous avons choisi la feuille du Pin maritime à cause des facilités qu'elle nous donnait d'avoir, à quelques minutes du laboratoire, de véritables bois où nous pouvions récolter en abondance des échantillons à tous les degrés du développement et les examiner au bout d'un temps très court, c'est-à-dire bien vivants.

Les résultats que nous avons pu obtenir, et qui sont la justification de notre projet, feront l'objet des trois parties de cet exposé.

Morphologie. — PREMIÈRE PARTIE : Les diverses formes des feuilles du Pin maritime.

Physiologie. — DEUXIÈME PARTIE : Évolution de l'amidon dans les feuilles fasciculées du Pin maritime.

TROISIÈME PARTIE. — Évolution de l'oléorésine dans les feuilles fasciculés du Pin maritime.

PREMIÈRE PARTIE

Les diverses formes des feuilles du Pin maritime.

HISTORIQUE DES RECHERCHES DÉJÀ FAITES SUR CE SUJET

Les feuilles des Gymnospermes en général, et en particulier celles des Pins, ont fait l'objet de très nombreux travaux.

Th. Hartig (1852) et H. Schacht (1853) donnent les premiers des dessins de coupes transverses de feuilles de conifères.

F. Hildebrand (1860) figure les stomates des Abies et des Pinus.

Fr. Thomas (1864) mentionne brièvement la forme si spéciale des cellules de l'épiderme de ces plantes.

H. Mohl (1871), dans la feuille du *Sciadopitys verticillata*, reconnaît l'existence du tissu à ponctuations aréolées, sa fonction conductrice de la sève, et le désigne sous le nom de « tissu de transfusion » (transfusions gewebe).

J. Sachs (1874) décrit et représente l'épiderme de la feuille des Pins, ses canaux sécréteurs, qu'il appelle avec raison *glandes résinifères*, et les « replis » (1) si typiques du parenchyme chlorophyllien.

(1) Nous verrons pages suivantes pourquoi ce mot est placé ici entre guillemets.

La même année, C.-E. Bertrand publie sur les Gnétacées et les Conifères un travail d'ensemble. Il y décrit les tiges et les feuilles de treize espèces, groupe ces espèces d'après les analogies morphologiques qu'il établit et reconnaît ainsi un certain parallélisme entre les affinités anatomiques et la répartition géographique des espèces étudiées.

Les travaux de Purkinje (1875), Mac Nab (1875, 1876, 1877), Carl Bolle (1878), G. Koch (1878), Engelmann (1878), J. Medwedew (1880), R. von Wettsten (1887) ont eu surtout pour objet l'application à la taxinomie des caractères morphologiques reconnus par les auteurs précédents.

A leur suite, A. Daguillon a publié un travail d'ensemble; il y décrit avec de consciencieux détails les différentes feuilles que portent, suivant leur âge, un certain nombre d'Abiétinées (1890). Les Cupressinées devaient faire l'objet d'une seconde étude, annoncée en même temps que paraissait la première, et qui a effectivement été publiée en 1899.

Les espèces décrites par Daguillon sont les suivantes :

Abiétinées. — *Abies pectinata*, *A. cilicica*, *A. cephalonica*, *A. pinsapo*, *A. bracteata*, *Picea excelsa*, *Tsuga canadensis*, *Pseudotsuga Douglasii*, *Pinus strobus*, *P. maritima*, *P. pinea*, *P. silvestris*, *Larix europea*.

Cupressinées. — *Araucaria imbricata*, *Wellingtonia gigantea*, *Sequoia sempervirens*, *Cryptomeria japonica*, *Taxodium distichum*, *Cupressus sempervirens*, *C. funebris*, *C. Lindleyi*, *C. macrocarpus*, *Chamœcyparis Lawsoniana*, *Biota orientalis*, *Thuja occidentalis*, *T. Lobbi*, *Juniperus communis*.

Les conclusions de cet important travail sont que l'existence de feuilles à forme juvénile, différente de celle des feuilles adultes, est générale chez les Conifères; et que, pour chaque espèce, les formes différentes sont reliées entre elles par des transitions établissant un passage progressif entre les cotylédons et les feuilles adultes.

D'autre part, Van Tieghem a publié sur les feuilles des Gymnospermes toute une série de travaux remarquables, devenus à juste titre classiques. Entre autres vues profondes et originales, il considère le tissu de transfusion comme du bois primaire centripète; il reconnaît, en effet, que ce tissu lignifié, qui par ses ponctuations joue un rôle conducteur évident, se développe à partir des ailes du faisceau de bois primaire, suivant deux arcs ou deux paires d'arcs, dont l'une s'accroît vers la région de la méristèle située au-dessus du bois primaire; or, en supposant rapprochés les uns des autres les faisceaux foliaires (ou méristèles), on aurait le cylindre central (ou stèle) de la tige qui leur a donné naissance; la région dans laquelle se développe le tissu de transfusion est donc plus *centrale* que le bois le plus profond. C'est pourquoi Van Tieghem donne le nom de bois primaire centripète au tissu de transfusion.

Cette manière de voir a été adoptée par tous les auteurs qui, depuis Van Tieghem, ont repris cette question, notamment Worsdell (1897) et Ch. Bernard (1904, 1907).

Une autre vue de Van Tieghem, spécialement pour les feuilles des Pins et leur polymorphisme, est la suivante :

Les feuilles adultes fasciculées ou « naturelles » des Pins ne seraient que des feuilles anormales, à développement excessif causé par l'arrêt de croissance du bourgeon terminant le rameau qui les porte et qui reste très court. Les véritables feuilles normales seraient les feuilles primordiales, parce que le rameau qui les porte n'a subi, lui, aucun arrêt de croissance (1).

On le verra, cette hypothèse, si paradoxale qu'elle puisse paraître de prime abord, semble très bien confirmée par les faits que nous constatons.

L. Rehfous (1917), dans une étude des stomates, s'occupe avec détails de ceux du Pin sylvestre.

J. Pipault (1923) décrit la structure des feuilles des

(1) Van Tieghem, *Sur la structure primaire et les affinités des Pins*, *Journal de botanique*, 1891, p. 285, en note.

Pins; il s'attache à comparer la structure du rameau court à celle des feuilles qu'il porte. Examinant le tissu de transfusion, il observe une marche de son développement, qui n'est pas conforme aux données établies par Van Tieghem, Worsdell et Ch. Bernard. Pour Pipault, il se développe dans le périderme à partir de points initiaux *extérieurs au liber*, et, par suite, sans rapport avec le bois. Ce ne serait donc pas du bois primaire centripète. Les dessins donnés par cet auteur à l'appui de ses conclusions seraient bien plus convaincants s'ils étaient moins schématiques; ceux de Ch. Bernard ont une valeur démonstrative que les conclusions de Pipault n'entament pas. Du reste, les faits nouveaux que nous signalons à ce sujet (V. Cotylédons, p. 21) confirment entièrement les conclusions de Ch. Bernard et de ses prédécesseurs.

Jean Dufrenoy (1918) figure des coupes de pin maritime et, dans la légende de l'une d'elles, désigne sous le nom de bois inverse (inverse wood) un tissu lignifié contigu au bois primaire; cette constatation très intéressante sera discutée et rectifiée ci-dessous.

En 1926, j'ai découvert dans la feuille du Pin maritime une gaine incomplète de cellules lignifiées et subérifiées autour de chaque faisceau libéro-ligneux; les deux gaines se réunissent entre les deux faisceaux en un massif assez épais qui s'élargit en éventail et se creuse de lacunes dans la région intraligneuse; c'est une partie de cette gaine que J. Dufrenoy avait prise pour du bois inverse.

En même temps que moi, L. Gauba a reconnu l'existence du même tissu, qu'il qualifie de « métacutinisé ». Mais il en trouve également autour des canaux sécréteurs. Il décrit aussi la « métacutinisation » de l'épiderme et de l'hypoderme chez beaucoup de Conifères et conclut que cette métacutinisation ne peut servir à la division des Conifères en genres. On verra que notre conclusion est tout à fait opposée à celle de cet auteur pour ce qui concerne la gaine subérifiée des faisceaux libéro-ligneux.

J. Laurent (1926) consacre une étude spéciale au Pinus

monophylla; les curieuses aiguilles cylindro-coniques de cet arbre seraient, selon lui, le résultat de la soudure de deux aiguilles demi-cylindriques conrescentes.

Enfin, M^{lle} le docteur Suzanne Leclerc (1927) a donné des micro-photographies de coupes transversales de feuilles de Cordaïtes, où le bois centripète est représenté avec une grande netteté.

LES DIVERSES FORMES DE FEUILLES DU PIN MARITIME

En dehors des feuilles reproductrices, dont il n'est pas question dans ce travail, les feuilles fixées par paires sur des rameaux spéciaux très courts sont loin d'être les seules que porte le Pin maritime.

En effet : 1° En observant un jeune plant venu d'une graine, on voit, au-dessus d'une courte tige verticale, herbacée, d'une belle couleur pourpre nuancée de vert, un verticille régulier de sept ou huit feuilles vertes, charnues, molles, à section triangulaire, dont l'arête est tournée vers le haut : ce sont les *cotylédons*, dont la longueur est de 2 centimètres environ ;

2° Plus tard, au-dessus des cotylédons, pousse une tige que couvrent de très nombreuses feuilles, d'abord en bouquet serré, puis, ensuite, disposées isolément. Elles sont plus longues que les cotylédons, rectilignes, rigides, à pointe aiguë et à bords barbelés de très fines épines : ce sont les *feuilles primordiales*, à longueur moyenne de 4 centimètres, de section elliptique à grand axe horizontal ;

3° Vers la fin de la première année, à l'aisselle de quelques-unes des feuilles primordiales, pointent des bourgeons qui se développent en rameaux courts portant chacun une paire de *feuilles fasciculées* : ce sont celles que

l'on décrit le plus ordinairement et que tout le monde connaît sous le nom d' « aiguilles de pin » ;

4° En outre, comme l'ont constaté depuis longtemps Boisrivant (1899) et H. Devaux (1900), à la suite de mutilations, soit expérimentales, soit accidentelles par l'action des agents extérieurs ou des animaux, il se produit des repousses ou rameaux de remplacement portant des feuilles vertes isolées, plus larges et plus courtes que les feuilles primordiales et comme elles hérissées de fines épines ; on peut les appeler feuilles isolées des rameaux de remplacement ;

5° Lorsque les mutilations ont été pratiquées sur des branches *jeunes*, les feuilles entre lesquelles le rameau de remplacement se développe cessent de s'allonger, mais s'élargissent ;

6° Quand les mutilations ont été pratiquées sur des branches *très jeunes*, les rameaux de remplacement ne se développent pas ; mais il apparaît à leur place des bouquets de feuilles qui présentent tous les degrés de transition entre les écailles foliacées et les véritables aiguilles longues et vertes ;

7° Autour de chaque rameau court, le recouvrant ainsi que la base des feuilles fasciculées, existe un fourreau formé de plusieurs rangs d'*écailles* à bords effilés en fines lanières, d'abord membraneuses et transparentes, puis plus tard brunes, coriaces, ratatinées : ce sont les *écailles basilaires* ;

8° Autour des bourgeons, les recouvrant entièrement, existent aussi des écailles brunes à bords effilés en fines lanières, comme les écailles basilaires : ce sont les *écailles des bourgeons*.

Au total, nous trouvons huit formes de feuilles qui peuvent se classer en trois groupes d'inégale importance :

1° Les *feuilles en aiguille* comprenant les *cotylédons*, les *feuilles primordiales* et les *feuilles fasciculées* ; ces dernières sont de beaucoup les plus importantes par leur développement et leur rôle ; ce sont celles qui sont décrites le plus ordinairement ;

2° Les *feuilles en écaille* comprenant les écailles basales, les écailles des bourgeons, les écailles vertes des repousses; elles ont surtout un rôle protecteur et ne deviennent assimilatrices qu'à la suite des mutilations;

3° Les *feuilles du type intermédiaire entre l'aiguille et l'écaille* ne se produisant aussi qu'après des mutilations.

A cause de leur rôle si important, les feuilles fasciculées exigent plus de développement; aussi les traiterons-nous en dernier lieu. D'ailleurs, c'étant d'elles qu'il est uniquement question dans la deuxième et la troisième partie de ce travail, elles formeront une transition toute naturelle entre les chapitres de morphologie et ceux de physiologie.

I. — Cotylédons.

a) NOMBRE. — Un très jeune pin (Fig. I) possède un verticille régulier de sept cotylédons égaux entre eux et divergeant d'un septième de circonférence.

b) FORME. — Ce sont des feuilles de 3 à 4 centimètres de longueur sur 3 millimètres carrés de section (Fig. II); ils ont deux faces planes obliquement tournées vers le haut où elles sont réunies par une petite face courbe, à convexité tournée également vers le haut, et une grande face courbe convexe vers le bas. La petite face courbe supérieure peut souvent être réduite à une simple arête d'intersection entre les deux faces supérieures planes; ces dernières font entre elles un angle dièdre d'un septième de circonférence, car les cotylédons, juxtaposés par leurs faces planes dans le bourgeon non éclos, égaux entre eux et au nombre de sept, forment un cylindre complet.

c) STRUCTURE. — Une coupe transversale mince dans un cotylédon montre, de l'extérieur vers l'intérieur (Fig. III, 4 et 5) :

Un épiderme (Fig. III) à parois minces pectoso-cellulosiques. Une cuticule normale existe uniquement sur la face externe des cellules. On verra plus loin qu'il en est autrement pour les aiguilles fasciculées. Cette cuticule est

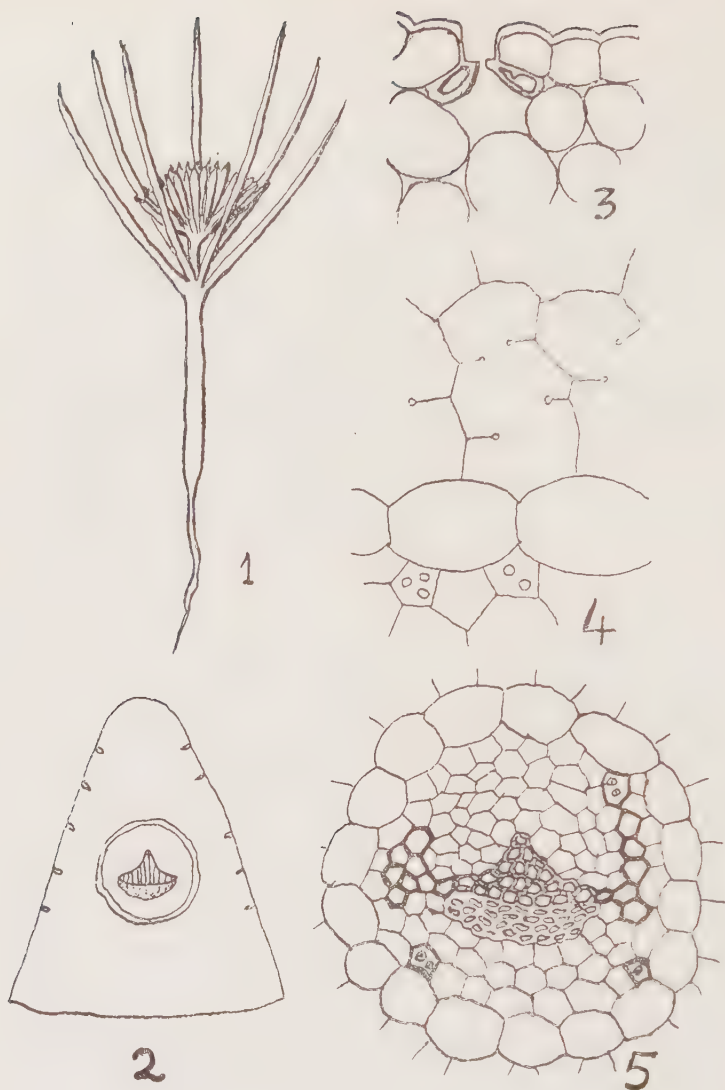


FIG. I.

1. Jeune pin avec ses cotylédons entre lesquels le bourgeon terminal s'est déjà développé un peu.
2. Coupe transversale d'un cotylédon montrant les stomates exclusivement sur les faces supérieures. $G = 25$.
3. Portion de coupe d'un cotylédon très jeune montrant un stomate avec quelques cellules épidermiques et quelques cellules de parenchyme chlorophyllien arrondies, méatiformes, sans faux replis. $G = 300$.
4. Portion de la partie profonde montrant du tissu chlorophyllien avec faux replis, de l'endoderme et du périderme dont quelques cellules ont des ponctuations aréolées. $G = 300$.
5. Périderme d'un cotylédon plus âgé. En noir, les cellules lignifiées faisant suite aux ailes du bois, montrant la marche de la lignification centripète (vers le haut de la figure) et centrifuge (vers le bas de la figure). $G = 300$.

mince et l'épiderme couvre la surface entière du cotylédon sans changer de caractère. Les stomates sont localisés exclusivement sur les deux faces supérieures planes, leur ostiole est peu ou pas en retrait de la surface. Souvent même, elle la dépasse légèrement. Sous l'épiderme des faces supérieures, le tissu chlorophyllien a des fausses cloisons paraissant pénétrer dans les cavités cellulaires comme chez la feuille adulte. Sur la surface inférieure convexe, le parenchyme est à cellules arrondies, sans faux replis, à membranes légèrement collenchymateuses, avec de grands méats; ce parenchyme existe avec cette dernière forme sur deux ou trois épaisseurs; mais la couche la plus interne, contre l'endoderme, a des fausses cloisons, comme sur les faces supérieures; on verra plus loin la vraie nature de ces faux « replis » qui sont ici orientés en tous sens.

Un endoderme bien caractérisé existe dans le cotylédon avec cellules elliptiques, à membranes radiales lignifiées, mais non subérifiées; il entoure un cylindre central à section transversale parfaitement circulaire, dont le diamètre est environ le tiers de la dimension des deux faces latérales (Fig. I, 5).

Le périderme, région comprise entre l'endoderme et le faisceau libéro-ligneux, est caractérisé par des cellules polyédriques sans méats, mais présente aussi quelques cellules à parois lignifiées et à ponctuations aréolées. Le faisceau libéro-ligneux sans rayon médullaire, à section triangulaire, a un bois formant un angle très obtus; il comprend un petit nombre de rangées de vaisseaux: quatre ou cinq à sa plus grande épaisseur, et une quinzaine dans sa largeur, à la base de ce triangle. Aux extrémités de cette base, le bois (en noir sur la figure V) déborde le liber et l'on trouve des vaisseaux ligneux de même dimension que ceux du faisceau, en contact immédiat avec lui et dans le périderme; à côté de ceux-ci, et les touchant, vers la face inférieure de la feuille, d'autres éléments plus gros, polygonaux, comme les cellules avoisinantes et de

même dimension qu'elles, ont leur membrane lignifiée; c'est, de toute évidence encore, du bois primaire qui, au lieu de se former à l'opposé du pôle initial ligneux, s'est formé, au contraire, plus près de ce pôle et dans une région plus centrale que le protoxylème; c'est bien du bois primaire centripète; rien ne le distingue du bois primaire normal, centrifuge, si ce n'est cette position.

En outre, comme l'a décrit Pipault, extérieurement au bois, sur la coupe se voient d'autres cellules lignifiées disposées sans connexion avec lui au contact de l'endoderme; mais c'est encore du bois primaire centripète, puisque, à partir de ces premiers éléments apparus, s'il progresse, ce ne pourra évidemment être que vers le centre; dans le cotylédon, il reste d'ailleurs à l'état d'éléments épars, sporadiques. Sur certaines de ces cellules lignifiées se voient quelques ponctuations, mais à aréoles peu marquées et irrégulièrement disposées. *Nous avons donc ainsi une preuve que le tissu lignifié qui prolonge le bois primaire ou bois centripète déjà décrit et le tissu à ponctuations aréolées sont rigoureusement identiques dans le cotylédon du Pin maritime.*

Cette preuve est d'autant plus valable que l'évolution du cotylédon, organe embryonnaire et caduc, s'arrête de bonne heure; donc, l'origine du tissu à ponctuations aréolées et, par conséquent, le sens si net de sa formation progressive ne sauraient être la conséquence d'adaptations; il s'agit bien ici de la véritable nature et de la véritable origine du tissu de transfusion; on voit que c'est bien du bois primaire centripète, conformément aux conclusions établies pour les Conifères autres que les Abiétinées par Van Tieghem, Worsdell et Ch. Bernard.

II. — Feuilles primordiales.

a) FORME. — Les feuilles qui couvrent l'épicotyle d'un jeune pin sont un plus longues que les cotylédons, rectilignes, rigides, piquantes, ornées de fines épines (Fig. II).

Sur la tige, qui est aussi, au moins au début, d'un beau vert nuancé de pourpre, elles sont insérées suivant une hélice avec une divergence de deux cinquièmes de circonférence.

Chacune de ces feuilles d'environ 3 centimètres de longueur, est aplatie dans le sens vertical (1 millim. 5 de hauteur verticale sur 2 millimètres de largeur horizontale), est à section elliptique, à contour plus ou moins flexueux (Fig. III, 8).

b) STRUCTURE. — Une coupe transversale mince dans l'une de ces feuilles montre, de la périphérie vers le centre (Fig. III, 8) :

1° Un épiderme normal, à cuticule marquée purement superficielle comme dans les cotylédons, entourant toute la surface de la feuille, mais muni de stomates sur les deux faces, formant quatre rangées sur la face supérieure et deux sur la face inférieure ; chaque rangée de stomates est logée au fond d'un sillon de l'épiderme. Les stomates ont la même structure que sur les feuilles fasciculées avec ostiole enfoncée à une certaine profondeur au-dessous de la surface libre. L'épiderme possède, en outre, trois rangées de courtes épines, une sur la face supérieure, deux sur la face inférieure, creusées d'un canal prolongeant la cavité de la cellule épidermique qui les porte (Fig. III, 11).

2° Contre l'épiderme, tout près de la face inférieure, se trouvent deux canaux sécréteurs séparés de l'épiderme par une bande de cinq ou six fibres sclérifiées.

3° Un parenchyme chlorophyllien homogène qui a comme les cotylédons de faux replis pénétrant dans les cavités cellulaires. Ces faux replis forment souvent entre eux des méats assez volumineux. Il y a deux rangs de ces cellules sur les faces supérieure et inférieure et trois ou quatre sur les bords latéraux. Cette structure sera étudiée plus en détail à propos des feuilles fasciculées ; remarquons dès maintenant : 1° que les replis sont courts ; 2° qu'ils sont orientés dans tous les sens.

4° L'endoderme est tout à fait analogue à celui de la



FIG. II.

6. Jeune Pin maritime avec les feuilles primordiales P, les cotylédons desséchés et mortifiés subsistent encore (C). La tige ramifiée a des branches R, R' portant aussi des feuilles primordiales. Des feuilles fasciculées F en petit nombre se voient aussi à la partie supérieure, avec leur fourreau E d'écaillés basiliaires. Chaque paire de feuilles fasciculées se forme à l'aisselle d'une feuille primordiale. B un bourgeon qui donnera deux feuilles fasciculées.
7. A côté, la ramification R, grandeur naturelle $G = 4$, pour montrer la divergence des feuilles primordiales (deux cinquièmes de circonférence).

feuille fasciculée, avec cellules en forme de tonneaux, dont les faces radiales non subérifiées sont lignifiées.

5° Le périderme (Fig. III, 10) contient des *cellules à ponctuations aréolées* à droite et à gauche du bois, formant deux arcs incomplets et ne se rejoignant pas sur la face supérieure du faisceau, éparses sur sa face inférieure. En somme, cette disposition reproduit celle des cotylédons, les arcs lignifiés centripètes ne se rejoignent pas, et les deux arcs à lignification centrifuge restent plus éloignés encore.

Dans le périderme des feuilles primordiales apparaissent les éléments tout particuliers qui seront beaucoup plus développés dans les feuilles adultes : ce sont des cellules lignifiées et subérifiées à oxalate de calcium. Entre la face supérieure du bois et l'endoderme existe un îlot de deux rangées de cellules polygonales à membrane revêtue intérieurement de subérine ; sur la face inférieure du liber existe aussi une rangée de cellules aplaties avec revêtement de subérine, mais leur membrane n'est pas lignifiée (Fig. 10).

6° La partie vasculaire de la nervure est constituée par un faisceau libéro-ligneux à section elliptique dont le petit axe est occupé par un rayon médullaire où les cellules vont en grandissant de l'extérieur vers l'intérieur ; la cellule du rayon médullaire, voisine du péricycle, est à peu près de même grandeur que celles du péricycle lui-même, mais elle n'est ni lignifiée ni subérifiée.

Le liber comprend comme le bois cinq ou six rangées radiales de cellules et de tubes criblés de part et d'autre du rayon médullaire, sur cinq ou six rangées tangentielles de tubes et de cellules. Contre chaque angle extérieur du liber se trouve un groupe de deux ou trois cellules à membrane plus épaisse possédant un noyau volumineux.

7° Sur la face libérienne et sur la face ligneuse de ce faisceau se rencontrent les cellules à revêtement interne de subérine et à contenu de cristaux prismatiques d'oxalate de calcium signalées plus haut.

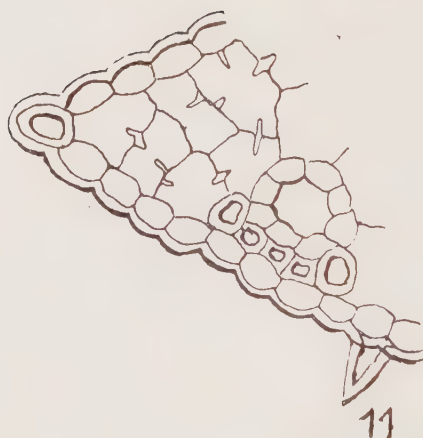
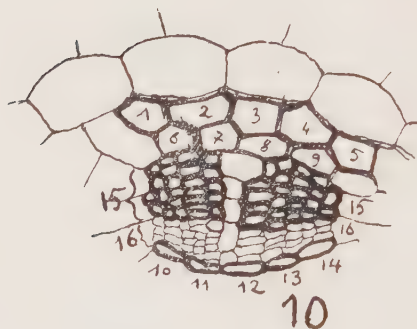
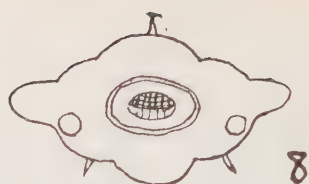


FIG. III.

8. Section transversale d'une feuille primordiale. $G = 30$.
9. Portion de la coupe précédente : stomate, épiderme, cellules du tissu chlorophyllien. $G = 300$.
10. Endoderme, cellules à revêtement de subérine (entrait fort, numérotées de 1 à 9 sur la face interne du bois, et de 10 à 14 sur la face externe du liber); 15, faisceau ligneux; 16, faisceau libérien. $G = 300$.
11. Bord de la feuille avec canal sécréteur bordé extérieurement de fibres, et cellules présentant des faux replis internes. $G = 300$.

c) DURÉE. — Les feuilles primordiales ne durent *normalement* que quelques mois; elles se flétrissent et tombent lorsque les feuilles fasciculées apparaissent sur le jeune pin, quand il se *caractérise* comme disent les pépiniéristes. Cependant, lorsque de jeunes pins sont placés dans un sol riche, ils peuvent conserver leurs feuilles primordiales plusieurs années. Van Tieghem en concluait que les feuilles primordiales étaient les feuilles vraiment *normales* des Pins. Selon lui, les feuilles fasciculées, n'apparaissant qu'à l'extrémité de rameaux restés courts, ne devaient leur développement qu'à l'arrêt de croissance du rameau qui les porte. Cet arrêt du développement du rameau aurait pour conséquence le développement exagéré, anormal, mais « naturel » des feuilles supérieures du rameau qui deviendraient les feuilles fasciculées.

III. — Les écailles basilaires.

Tout le monde a remarqué certainement la gaine écailleuse brune entourant la base de chaque paire de feuilles fasciculées et le rameau court qui les porte; plissée, mortifiée, déchirée, elle est, comme nous le verrons, persistante, et il est bien évident, à l'œil nu, que cette gaine est formée de pièces imbriquées de forme écailleuse; mais le contour précis de ces écailles, leur nombre, leur arrangement n'ont fait jusqu'ici l'objet d'aucune description détaillée. Schneider, dans son étude sur les rameaux courts des Pins (1912), les désigne sous l'équivalent allemand d'écailles basilaires, mais il ne les décrit pas.

a) FORME ET DISPOSITION. — Il faut, pour bien voir les écailles basilaires, les examiner sur les rameaux où les feuilles dépassent à peine le fourreau qui les enveloppe; le moment le plus favorable dure très peu; c'est peut-être une des causes pour lesquelles ces formations si régulières et si visibles à l'œil nu n'ont pas été décrites jusqu'ici.

Dans la première moitié du mois de mai, récoltons de

jeunes pousses, aussitôt après l'éclosion du bourgeon. Chaque couple de jeunes feuilles dépasse à peine alors par sa pointe son enveloppe écailleuse. A ce moment, une remarque se fait très aisément; les deux faces planes, suivant lesquelles deux feuilles d'une même paire sont en contact à leur base, sont orientées dans un plan passant par l'axe de la branche qui porte la paire considérée.

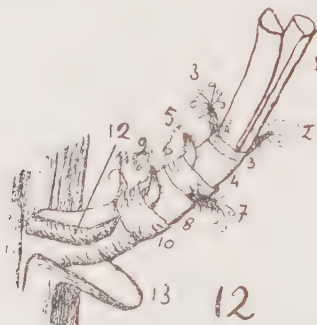


FIG IV. — Le rameau court avec son fourreau d'écaillés basilaires et ses deux feuilles fasciculées. G = 4.

1. Les deux feuilles fasciculées sectionnées.
- 2 à 11. Les divers fourreaux formés par les écaillés, leurs contre-écaillés et leurs membranes fenêtrées.
- Ces dernières ont eu leurs lanières rompues par la croissance en épaisseur des deux feuilles, et les débris de ces lanières se voient sous forme de fines papillottes bordant les pointes des diverses écaillés qui dépassent un peu le fourreau immédiatement voisin.
12. Éperon coriace des écaillés basilaires inférieures gauches.
13. Écaille coriace de la tige.

Cette disposition, très nette au début de la pousse des bourgeons, est vite masquée par la croissance, qui plus tard amène le diamètre de contact des deux feuilles à leur base dans des positions faisant avec l'axe de la branche des angles très variables, pouvant même atteindre 90 degrés.

Autour de chaque paire de feuilles, le fourreau des écaillés s'élève jusqu'à une hauteur dépassant 15 millimètres; il tranche, en outre, par sa couleur jaune paille, d'une part sur le vert sombre ou le brun de la branche

et, d'autre part sur le vert clair de la pointe des deux feuilles qui les dépasse.

A l'œil nu, on peut constater (Fig. IV) que la pointe des écailles fait saillie librement en dehors de la surface du fourreau, sous forme d'une courte languette bordée de fines lanières frisées, tandis que la partie inférieure de chaque écaille est étroitement appliquée à la surface du fourreau par des sortes de bandelettes qui partent des bords de chaque écaille pour rejoindre les bords d'une membrane opposée à l'écaille, la *contre-écaille*, qui forme avec elle un manchon cylindrique complet.

Détachons le rameau court de l'axe qui le porte ; avec de fines pinces, séparons une à une les diverses pièces constituant le fourreau des écailles, nous reconnaitrons que chaque pièce a la forme d'un cylindre complet, entourant la pièce insérée au-dessus et entouré par la pièce insérée au-dessous. Nous constaterons que si la forme en manchon cylindrique est la règle pour une dizaine d'entre elles, il n'en est pas ainsi pour les deux premières, les plus basses et les plus externes, non plus que pour les deux dernières, les plus hautes et les plus internes.

Les deux plus extérieures (Fig. V, 13 et 14) sont courtes, épaisses, brunes ; elles sont parcourues par une sorte de nervure dure, noire, en relief, faisant un coude en son milieu ; elles n'ont pas de contre-écaille. Les deux plus intérieures, qui sont en même temps les plus hautes et les plus minces, n'ont pas non plus de contre-écaille ; elles ne présentent de lanières marginales que tout à fait à la pointe supérieure (Fig. V, 16) ; chacune d'elles recouvre exactement la surface extérieure d'une des deux feuilles fasciculées.

Les onze écailles moyennes ont toutes, avec leur contre-écaille, la forme d'un manchon complet entourant le rameau court (Fig. V, 15).

Chaque manchon est donc formé d'une portion jaune assez épaisse, à pointe tournée vers le haut, l'*écaille*, et d'une partie très mince incolore, occupant presque tout le reste de la surface cylindrique, la *contre-écaille*.

Chaque écaille est unie à sa contre-écaille par une région à claire-voie très délicatement découpée, formée par les prolongements soudés bout à bout des lanières marginales et qu'on peut appeler *membrane fenêtrée*.

Il est utile de fendre entièrement le manchon des écailles dans toute sa longueur et son épaisseur au moyen de fins ciseaux, et d'étaler séparément les diverses pièces du fourreau, chacune dans une goutte de glycérine gélatinée chaude placée sur une lame; on la recouvrira d'une lamelle et l'on pourra examiner et dessiner commodément ces diverses pièces.

Dans la figure V, les sections sont faites suivant la génératrice médio-supérieure du fourreau, B, B; la génératrice médio-inférieure Y sert d'axe de symétrie pour montrer les diverses pièces dans leurs positions relatives.

Les deux écailles inférieures à nervure en éperon (Fig. V, 13 et 14; Fig. VI, 1, 2) sont à droite et à gauche de la ligne médio-inférieure XY et assez rapprochées de cette ligne; leurs pointes font avec cette ligne des angles de 30 degrés; leur divergence est de 60 degrés.

Toutes les autres écailles sont insérées sur le rameau court suivant une hélice très surbaissée; les onze écailles moyennes ont sur cette ligne une divergence sensiblement constante de trois cinquièmes de circonférence entre leurs pointes; les deux dernières, recouvrant les surfaces convexes des deux feuilles fasciculées, sont opposées (divergence d'une demi-circonférence). L'ensemble peut être aisément représenté par un diagramme (Fig. VI).

b) STRUCTURE. — *Écailles inférieures*. — Une coupe transversale dans une des deux écailles coriaces inférieures (Fig. VII, 18) a la forme d'une faucille, avec une partie très épaissie, dessinant un triangle curviligne, correspondant à la nervure en éperon.

Au fort grossissement, on trouve, en allant de la face interne vers la face externe (Fig. VII, 19), les tissus suivants, dont les membranes sont, toutes, fortement lignifiées :

1° Un épiderme intérieur ou supérieur très aplati, entièrement cutinisé;

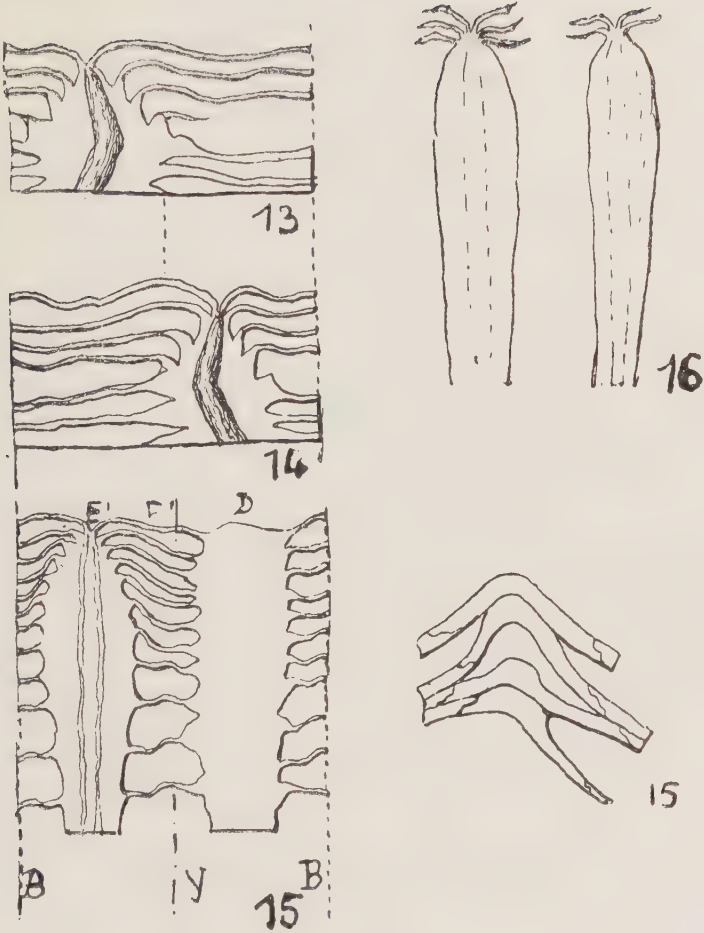


FIG. V.

- 13, 14. Les deux écailles basales inférieures avec leur arête coriace en éperon. $G = 10$.
 15. Une écaille moyenne EE' avec sa contre-écaille DD' et leur membrane fenêtrée FF. $G = 10$.
 15. Portion de la membrane fenêtrée ($G = 30$) (à droite).
 16. Les deux écailles basales supérieures, $G = 10$.

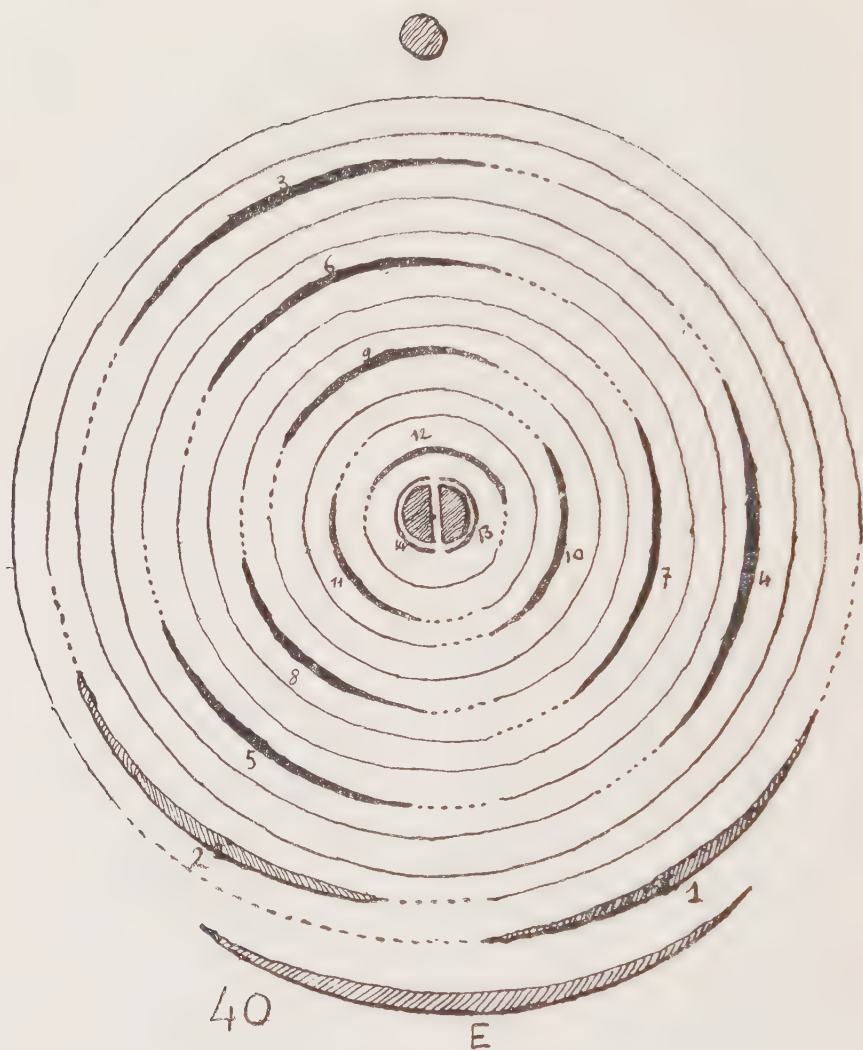


FIG. VI. — Diagramme du rameau court.

E. L'écaille de la branche.

1 et 2. Les deux écailles basales inférieures coriaces.

3 à 12. Les écailles basales moyennes (en trait noir fort) avec leur contre-écaille (en trait plein mince) et leurs membranes fenêtrées (en pointillé).

13-14. Les deux écailles supérieures recouvrant les faces convexes des deux feuilles fasciculées.

Au centre du diagramme, les deux feuilles fasciculées (à une échelle beaucoup plus réduite et couvertes de hachures).

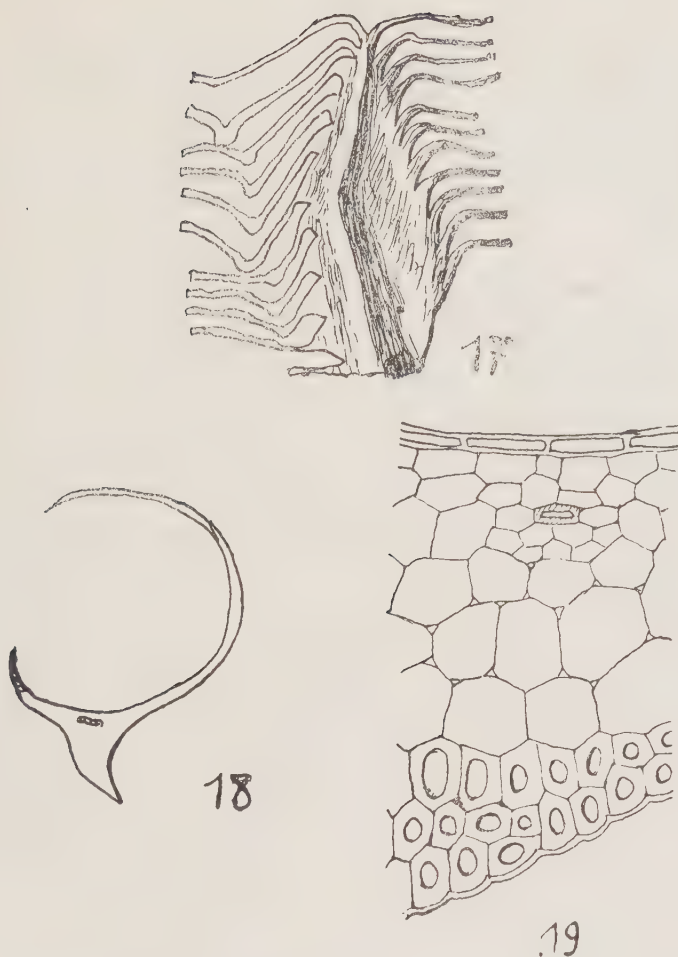


FIG. VII.

17. L'écaïlle basilaire inférieure droite. $G = 20$.

18. L'écaïlle basilaire, coupe transversale. $G = 20$.

19. Portion de coupe transversale de l'écaïlle, partie épaisse montrant de haut en bas. $G = 300$.

L'épiderme intérieur et supérieur aplati.

Le parenchyme polyédrique à petites cellules, sans méats.

Le parenchyme polyédrique à grandes cellules, avec des méats.

Le sclérenchyme hypodermique et l'épiderme inférieur ou extérieur fortement épaissis et lignifiés.

Vers le haut, un seul vaisseau ligneux (rectangulaire, membrane couverte de hachures). Liber manquant ou représenté par une ou quelques-unes des cellules contiguës à ce vaisseau ligneux unique.

2° Un parenchyme polyédrique méatifère, dont les cellules, ainsi que les méats, petites vers la face interne grandissent beaucoup vers la face externe ;

3° Dans ce parenchyme se trouve, près de la face interne, un faisceau rudimentaire comprenant en général un seul vaisseau de bois, aplati et sans liber distinct ;

4° Un hypoderme scléreux très épais, surtout vers l'arête de l'éperon, où il comprend trois ou quatre épaisseurs de cellules, et allant en s'amincissant vers les bords, où il n'en renferme plus qu'une seule ;

5° Un épiderme extérieur à cellules également épaissies sur toutes leurs faces et ressemblant assez à celui des feuilles fasciculées, mais s'en distinguant parce que chez l'écaille la cuticule ne se trouve que contre la face extérieure, tandis que dans la feuille fasciculée elle entoure entièrement la cellule.

Écailles moyennes. — Une coupe transversale mince dans l'une des écailles moyennes (Fig. VIII) se montre, au faible grossissement, en forme d'un anneau d'inégale épaisseur, dont la partie épaisse est l'écaille et la partie mince la contre-écaille ; plusieurs cavités à section presque circulaire, deux ou quatre en général, se voient près de la face extérieure, et plusieurs petites cavités à section aplatie existent de même, moins régulièrement disposées, tout contre la face interne.

Au fort grossissement, on reconnaît de l'intérieur vers l'extérieur (Fig. VIII) :

1° Un épiderme interne à cuticule très fine, sans stomates et à cellules allongées extérieurement par de courtes digitations ;

2° Un parenchyme polyédrique pectosique et cellulosique à petites cellules et à méats triangulaires ;

3° Plusieurs canaux sécréteurs, placés symétriquement par rapport à la nervure médiane, arrondis, à large cavité ne contenant jamais d'oléo-résine (ils contiennent probablement une substance gommeuse) et dont les membranes sont lignifiées de très bonne heure ;

4° Un faisceau libéro-ligneux médian très aplati, à bois formé de vaisseaux nombreux, mais très étroits. Son liber très réduit, disloqué en deux petits faisceaux séparés et d'une étendue beaucoup moindre que celle du bois, ne couvre que partiellement ce dernier ;

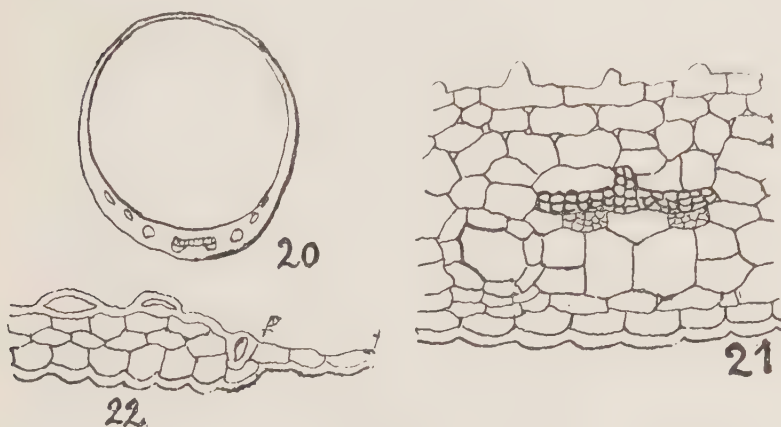


FIG. VIII.

20. Écaille moyenne, coupe transversale. $G = 10$.

On voit dans la partie la plus épaisse qui correspond à l'écaille le faisceau libéro-ligneux et à droite et à gauche des canaux sécréteurs ronds et des cavités aplaties.

21. Portion de la partie centrale de la coupe précédente. $G = 300$. De haut en bas :

Épiderme supérieur, sans cuticule.

Parenchyme avec méats.

Bois.

Liber en deux îlots séparés.

Canal sécréteur.

Épiderme inférieur, à forte cuticule.

22. Portion de la partie amincie de la même coupe.

L'épiderme de la face supérieure est collenchymateux avec cavités aplaties ; il s'arrête en f.

5° Un parenchyme pectosique et cellulosique à membrane mince, avec très petits méats triangulaires ;

6° Un épiderme externe normal, à cuticule bien marquée, sans stomates.

La contre-écaille, examinée de face, se montre formée d'étroites bandelettes juxtaposées très longues, orientées

transversalement; chacune d'elles a une cavité sans aucun contenu visible. C'est que cette cavité est virtuelle; la bandelette étant formée de cellules mortes très aplaties dont les membranes externe et interne sont si étroitement en contact sur toute leur surface que, en coupe transversale, la contre-écaille et les rubans de la membrane fenêtrée paraissent massifs, anhistes. Quant à l'épiderme supérieur, il s'arrête au bord de la contre-écaille, après avoir présenté une curieuse modification; sa membrane s'épaissit, devient plus riche en pectose, prend un aspect quasi collenchymateux, et ses cavités cellulaires sont aplaties en forme de boutonnières en section transversale (Fig. VIII, 22); à l'endroit précis (f) où s'arrête cet épiderme supérieur, dans plusieurs coupes, se trouvait une cellule plus allongée radialement, en forme de coin enfoncé dans le parenchyme sous-jacent; les cavités de ces cellules sont très précocement vidées de tout contenu colorable, comme, du reste, toutes les cellules de la contre-écaille et de la membrane fenêtrée.

c) DURÉE. — Au bout de la première année, les fourreaux écailleux basilaires se ratatinent, noircissent et se surbaissent, ce qui pourrait faire croire qu'ils se détruisent partiellement et tombent bientôt. Il n'en est rien; leur chute est très tardive. Au bout de deux ans, alors que le fourreau est complètement recroquevillé et noirci, qu'il ne mesure plus que 1 millimètre de hauteur au lieu de 15, qu'il atteignait à son plein développement, *il possède encore toutes ses pièces*, en parfait état de conservation, mais plissées en travers à la façon d'une lanterne vénitienne ou d'un accordéon.

Les deux écailles coriaces les plus inférieures, qui, elles, ne peuvent se plisser à cause de leur nervure rigide en éperon, entourent le manchon replié à leur intérieur, comme un véritable étui ligneux (1).

(1) A l'intérieur de cet étui et des cavités annulaires concentriques qu'il enveloppe, de redoutables prédateurs peuvent trouver un repaire; le *Blastophagus piniperda* avec ses œufs est à y rechercher.

La persistance de ces écailles basilaires est d'ailleurs un fait général chez tous les Pins dont les feuilles ont deux faisceaux (Kœne).

IV. — Les écailles des bourgeons.

a) DISPOSITION. — Les bourgeons (Fig. IX) sont couverts d'écailles, dont la forme triangulaire et les bords frangés de fines lanières (Fig. X) rappellent les écailles basilaires des rameaux courts, mais elles ne possèdent jamais de contre-écaille. Elles sont disposées sur une hélice moins surbaissée, et leur angle de divergence est notablement moindre : dans beaucoup de cas, quatre quinzièmes de circonférence, c'est-à-dire 96 degrés ; autrement dit, sur un bourgeon, il faut compter quinze écailles avant d'en rencontrer une deuxième exactement superposée à la première ; ce faisant, on aura accompli quatre tours complets autour du bourgeon et on se sera déplacé du tiers à peu près de la hauteur totale (Fig. IX, 24).

A l'aisselle des écailles se trouvent les très jeunes rameaux courts porteurs des feuilles fasciculées et qui sont encore à l'état de petits mamelons (Fig. IX, 25).

b) FORME. — Chaque écaille, triangulaire, brune, est bordée par de nombreuses lanières flexueuses recourbées constituant une véritable membrane fenêtrée ; mais ici il n'y a pas de contre-écaille, et les lanières de chaque écaille viennent rejoindre celles des deux écailles immédiatement voisines (Fig. IX, 25) et appliquent ainsi étroitement ces écailles contre les écailles sous-jacentes.

c) STRUCTURE. — La structure de ces écailles est notablement différente de celle des écailles basilaires (Fig. X, 29, et Fig. XI, 30, 31, 32) :

1° L'épiderme supérieur est à cuticule marquée ;

2° Le parenchyme sous épidermique est pectosique à très petits méats, mais fortement lignifié au voisinage des canaux sécréteurs (Fig. XI, 31) ;

3° Le parenchyme inférieur est pectosique, à grandes ellules avec petits méats ;

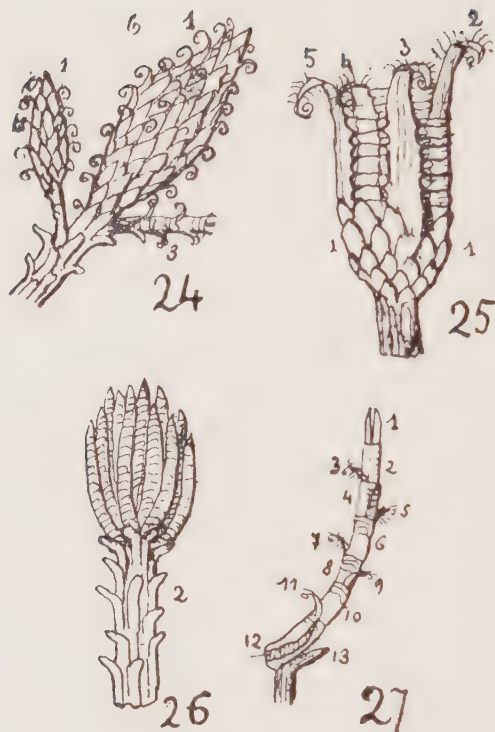


FIG. IX.

24. Bourgeons à deux états différents de leur croissance. Les écailles qui les couvrent sont imbriquées les unes avec les autres et dessinent des séries hélicoïdales, les pointes supérieures des écailles s'enroulent en spirale. Grandeur naturelle.
26. Partie inférieure d'un bourgeon dont les écailles inférieures sont enlevées et montrent des mamelons foliaires, en séries hélicoïdales. Au dessus, les écailles sont conservées en place et montrent les bandelettes unissant les bords voisins des écailles consécutives. $G = 2$.
26. Groupe de rameaux foliaires après éclosion du bourgeon. $G = 2$.
27. Un rameau court avec son couple de feuilles fasciculées à un état plus avancé de croissance. Les deux feuilles dépassent par leur pointe (1) le fourreau des écailles basilaires. Sur ce dernier, les extrémités (1 à 10) des écailles se détachent de la surface extérieure (12) : écaille basilaire inférieure gauche (13) : écaille de la tige. $G = 2$.

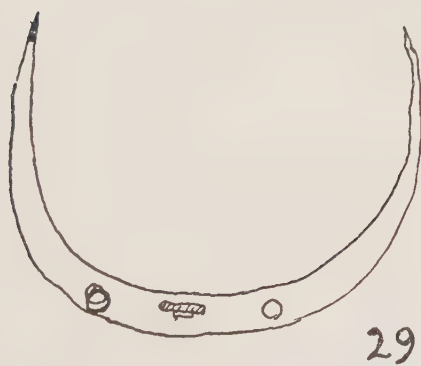
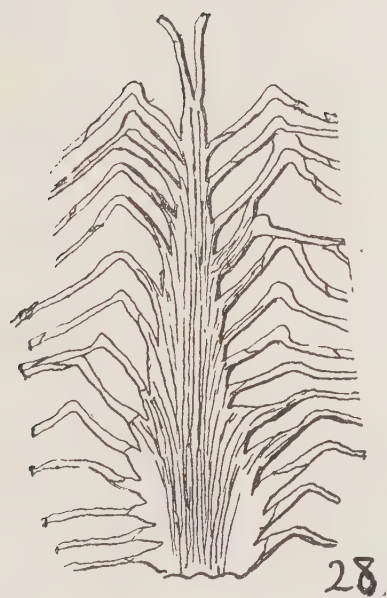


FIG. X.

28. Une écaille de bourgeon entière, de face. $G = 10$.

29. La même en coupe transversale. $G = 10$.

4° L'épiderme inférieur a ses cellules épaissies également sur toutes ses faces et fortement lignifiées; il ressemble à celui des feuilles fasciculées; il disparaît vers les bords de l'écaille (Fig. XI, 32);

5° Le faisceau libéro-ligneux comprend un très petit nombre de vaisseaux de bois (trois ou quatre) et un seul tube criblé libérien très aplati;

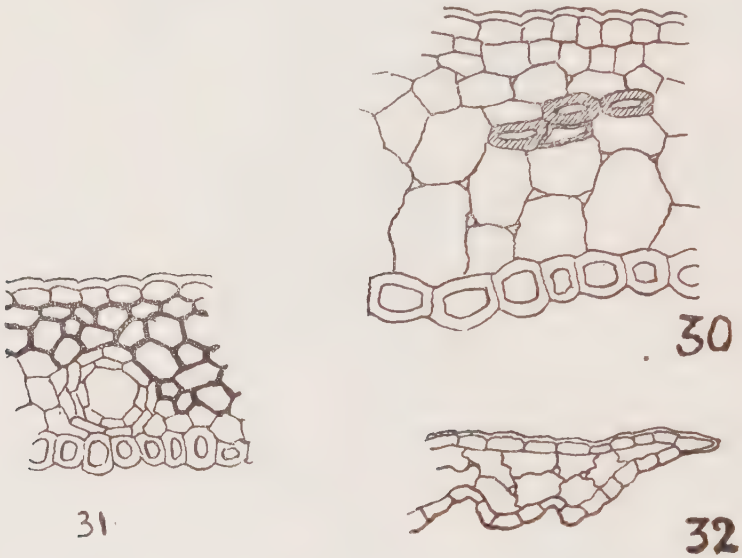


FIG. XI.

Coupe transversale dans une écaille de bourgeon. G = 420.
30. Partie médiane. — 31. Partie intermédiaire. — 32. Bord.

6° Deux canaux sécréteurs bien constitués sont au contact de l'épiderme inférieur et placés symétriquement par rapport au faisceau libéro-ligneux (Fig. XI, 30).

d) DURÉE. — Les écailles des bourgeons sont caduques; elles tombent quand le bourgeon s'ouvre.

V. — Les feuilles isolées des rameaux de remplacement.

a) PRODUCTION. — Lorsqu'on casse une branche ou une tige (1), pourvu que la brisure ne soit pas trop loin du sommet, c'est-à-dire n'intéresse pas une région trop âgée, on constate, après quelque temps, qu'il se produit immédiatement au-dessous de la brisure une ou plusieurs repousses ou rameaux de remplacement (Fig. XII).



FIG. XII.

Branche sectionnée avec repousses naissantes (A) entre les feuilles fasciculées (B) (représentées sectionnées), les plus voisines de la cassure C. D. écailles basilaires dont le fourreau a été distendu, et rompu par le volume des repousses A. E, écaille coriace de la tige à l'aisselle de laquelle a poussé le rameau court portant chaque paire de feuilles fasciculées.

Ces repousses, comme celles qui apparaissent dans le cas de mutilation par le vent marin (1), se forment toujours par un bourgeon né entre les deux feuilles fasci-

(1) Ces mutilations sont très fréquentes partout où des sentiers forestiers traversent des taillis et, comme l'a montré M. le professeur Devaux (*loc. cit.*), sur la lisière exposée au vent marin des forêts littorales.

lées placées immédiatement au-dessous de la cassure (Fig. XII, A), bourgeon qui, d'ordinaire, avorte entièrement; la mutilation, en provoquant toujours son développement, démontre formellement que ce bourgeon existe, même quand il ne se développe pas, c'est-à-dire quand il n'y a pas mutilation. Le bourgeon grandit, devient un rameau; il peut exister ainsi, auprès de la cassure, plusieurs bourgeons également développés, mais ce n'est pas le cas général; ce qui arrive le plus souvent c'est que le bourgeon le plus voisin de la cassure se développe beaucoup plus que les autres qui finissent par s'arrêter et régresser; il y a alors un véritable rameau de remplacement faisant d'abord, avec la direction du rameau sectionné, un angle (Fig. XIII); puis la croissance ultérieure diminuera cet angle et pourra même le supprimer, de telle sorte que le rameau de remplacement prolongera exactement le rameau sectionné; la blessure ne se verra plus que comme un bourrelet cicatriciel à la base du rameau de remplacement (Fig. XVI, A). Ceci ne se produit que lorsque le rameau sectionné était vertical ou presque vertical; s'il était assez incliné, la section restera marquée par le sommet d'un angle obtus, toujours visible, fait par le rameau de remplacement avec la branche sur laquelle il s'est développé.

En somme, la direction des rameaux de remplacement est toujours voisine de la verticale; de plus, ils sont, au début, de couleur pourpre nuancée de vert, comme l'hypocotyle et l'épicotyle. Enfin, ils portent des feuilles isolées que l'on a souvent comparées aux feuilles primordiales, mais qui en diffèrent beaucoup, comme nous allons le voir. Ces feuilles, petites et serrées, forment au début un bouquet massif (Fig. XII, A) entre les deux feuilles fasciculées; au bout de peu de temps, elles s'allongent en même temps que le rameau et deviennent des feuilles sessiles élargies à leur insertion, quatre ou cinq fois plus longues que larges, pointues à leur extrémité et garnies sur leurs bords de délicates épines (Fig. XIII, R). Leur sec-



FIG. XIII.

Repousse entièrement développée portant des feuilles écailleuses vertes R; à l'aisselle de quelques-unes, des feuilles fasciculées F se sont développées E, fourreau d'écaillles basilaires.

tion est en forme de chapeau bicorné. C'est à l'aisselle de ces feuilles que naîtront un peu plus tard des bourgeons, qui se développeront en feuilles fasciculées normales (Fig. XIII, F).

b) DISPOSITION. — L'angle de divergence de ces feuilles sur la tige est très sensiblement le même que celui des écailles sur le rameau court, c'est-à-dire 144 degrés, mais elles sont disposées sur une hélice à tours beaucoup plus éloignés.

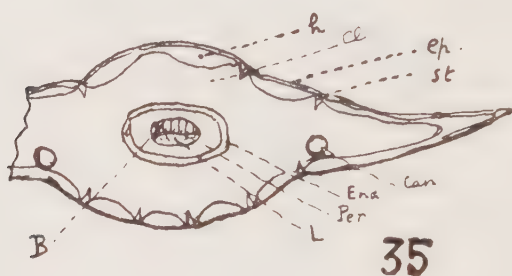


FIG. XIV.

Écaille verte sur une repousse, coupe transversale. $G = 25$.

ép. Épiderme avec stomates, st. beaucoup plus nombreux sur la face inférieure.

h. Hypoderme sclérifié.

cl. Parenchyme chlorophyllien.

Can. Canaux sécréteurs.

Per. Perpéridesme.

End. Endoderme.

B. Bois.

L. Liber.

c) FORME. — Ces feuilles ressemblent bien aux feuilles primordiales en ce que, comme ces dernières, elles sont isolées sur la tige et pourpres au début, mais elles s'en différencient très notablement; les feuilles primordiales sont, en effet, à section à peu près elliptique, mais à contour flexueux (Fig. III, 8), à grand axe transverse, pourvues d'épines beaucoup moins délicates; elles sont beaucoup

moins larges et beaucoup plus longues que les écailles vertes.

d) STRUCTURE. — Une coupe transverse faite dans une de ces feuilles écailleuses montre, de la surface au centre, les parties suivantes (Fig. XV) :

1° Un épiderme analogue à celui de la feuille fasciculée, avec cuticule faisant tout le tour des cellules, membranes épaisses et cavités réduites (Fig. XV); des épines épidermiques très délicates hérissent les deux bords amincis de ces feuilles et forment deux rangées longitudinales sur leur face supérieure et une sur la face inférieure. Ces épines sont creuses et formées par un diverticule tourné vers l'extérieur de la cellule qui les porte (Voir fig. III, 11);

2° Un sclérenchyme hypodermique à une seule assise, en général interrompu au niveau des stomates, qui ont la structure normale de ceux des feuilles fasciculées, mais qui sont bien plus nombreux sur la face inférieure que sur la supérieure, où ils peuvent même manquer (Fig. XIV);

3° Un parenchyme chlorophyllien comportant deux épaisseurs dans la partie médiane, une seule épaisseur près des bords amincis.

Le tissu chlorophyllien ressemble beaucoup à celui des feuilles fasciculées; il présente comme lui des faux replis internes; nous y reviendrons à propos de ces dernières, avec quelque détail.

De même pour l'endoderme et pour le périclesme;

4° Un faisceau libéro-ligneux, traversé dans son milieu par un rayon médullaire (la feuille fasciculée possède deux faisceaux); les vaisseaux du bois sont à contour arrondi en coupe transverse; il y a parfois entre eux de petits méats;

5° Des cellules à revêtements internes de subérine et à contenu d'oxalate de calcium, se trouvant aussi bien sur la face extralibérienne que du côté intralibérique du faisceau;

6° Deux canaux sécréteurs bien développés contigus à l'hypoderme et placés tout contre la face inférieure.

En somme, ces feuilles vertes des repousses se rappro

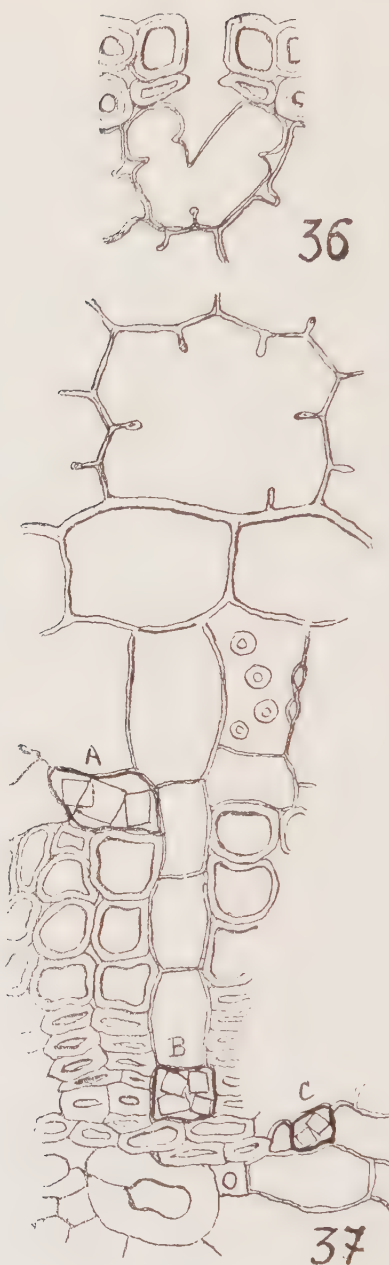


FIG. XV.

36. Épiderme et hypoderme, stomate avec cellule sous-stomatique creusée en puits comme dans les feuilles fasciculées. G = 300.
37. Portion du centre de la coupe en trait noir plus fort.
Trois cellules à revêtement de subérine avec contenu d'oxalate de calcium :
A, à la partie interne du bois;
B, à l'extrémité libérienne du rayon médullaire;
C, au contact de la partie extérieure du liber. G = 300.

chent surtout par leur structure des feuilles fasciculées, mais rappellent aussi, à certains égards, les écailles basilaires ou celles des bourgeons ; ceci est déjà une indication en faveur de leur homologie. Ce qui va suivre en est la démonstration.

VI. — **Les feuilles intermédiaires entre la forme « aiguille » et la forme « écaille ».**

FEUILLES LARGES ET COURTES. — Une branche sectionnée en hiver développe au printemps suivant les bourgeons de ses rameaux courts les plus voisins de la section (Fig. XVI). Entre les feuilles fasciculées que portent ces rameaux courts s'allonge, comme nous l'avons vu, le rameau de remplacement.

Une deuxième section étant effectuée plus tard, et qui laissera seule subsister la plus inférieure des jeunes repousses, celle-ci développe non seulement le rameau de remplacement déjà décrit, mais, en outre, *allonge l'entrenœud portant les écailles basilaires* qui verdissent et deviennent tout à fait semblables aux écailles vertes de la repousse déjà décrite (Fig. XVI).

De plus, les feuilles fasciculées de la base du rameau ainsi développé cessent de s'allonger, mais s'élargissent, par contre, en creusant leur face supérieure : par exemple, sur une branche où les feuilles adultes ont atteint la longueur de 20 centimètres et la largeur de 2 millimètres, ces feuilles n'ont pas dépassé 7 centimètres de long, mais, par contre, avaient plus de 4 millimètres de largeur à leur base (Fig. XVI, G).

Une coupe transversale de ces feuilles montre que leur structure ne s'éloigne pas sensiblement de celle des feuilles fasciculées normales ; seulement le sclérenchyme hypodermique est réduit à un très petit nombre de fibres sur le milieu de la face supérieure, au niveau de sa concavité ; outre la réduction de leur nombre, ces fibres sont dissociées, et au lieu d'être à contour polygonal elles ont un contour arrondi. Ceci tient à ce que la face supérieure



FIG. XVI.

Repousse avec développement du rameau court au-dessous de l'insertion des deux feuilles fasciculées G, qui, plus larges, mais restées beaucoup plus courtes que des feuilles normales, sont maintenant à une distance considérable (CA) de la tige. (D) écailles basilaires devenues charnues, vertes, identiques aux écailles R des repousses normales. En A, le bourrelet marquant la jonction de la repousse AE avec l'entre-nœud sous-foliaire allongé AC.

des deux feuilles fasciculées a été fortement comprimée par le bourgeon qui s'est développé entre elles, et il s'est produit un véritable *laminage* du sclérenchyme.

Les deux faisceaux libéro-ligneux sont, en outre, et en raison de l'élargissement de la feuille, plus écartés l'un de l'autre ; le tissu subérifié interfasciculaire y est très net ; mais la lacune intraligneuse (1) y est très réduite par suite de la dépression signalée ci-dessus de la face supérieure.

FEUILLES EN BOUQUET. — Quand une branche, une tige ou une repousse, très vigoureuses, sont sectionnées au printemps, non loin de leur sommet, dans la région où elles portent de jeunes feuilles n'ayant pas dépassé 2 ou 3 millimètres de longueur, ce qui se passe est un peu plus compliqué.

Au-dessous de la section (Fig. XVII, 6), les rameaux courts ne s'allongent pas, mais développent énormément toutes les feuilles qu'ils portent, en un bouquet de longues écailles ; les plus grandes au centre du bouquet atteignent presque la longueur des aiguilles normales, mais sont plus larges et possèdent sur leur face supérieure un bourrelet longitudinal entre deux sillons latéraux ; les plus courtes, à la périphérie, montrent toutes les transitions avec les écailles basilaires ; les plus inférieures sont même vertes et parenchymateuses à leur centre, et foliacées et brunes sur leurs bords. Il y a ainsi une quinzaine de ces feuilles dans le bouquet.

Leur structure ne diffère pas de celle des feuilles fasciculées.

Dans certains cas, le développement du bourgeon terminal du rameau court se faisant entre deux feuilles fasciculées de quelques centimètres de long est si rapide et la résistance opposée à ce développement par le fourreau des écailles basilaires si considérable que ce dernier éclate à sa base, sa partie supérieure, non distendue, subsistant (Fig. XVIII) et formant lien. Les feuilles du bourgeon ainsi entravées dans leur développement se reploient

(1) Voir p. 53, fig. XIX, 11.



38

FIG. XVII.

Repousses avec développement des écailles basilaires en feuilles vertes à type mixte intermédiaire entre l'« aiguille » et l'« écaille ».

- 1, 2. Feuilles fasciculées normales; 4 et 5 feuilles fasciculées ternées (en groupe de trois).
3. Feuilles fasciculées en groupe de cinq, dont trois plus grandes et deux plus petites, entourées par un fourreau d'écailles basilaires.
6. Bouquet de feuilles à type mixte montrant le passage progressif de l'écaille à l'aiguille; à la base du bouquet, les feuilles écailleuses courtes non entièrement vertes, entourent de longues feuilles complètement vertes, dont la longueur augmente de la périphérie vers le centre du bouquet.
- 7, 8, 9. Sections pratiquées en avril de trois repousses (les feuilles fasciculées entre lesquelles elles se sont développées ne sont pas représentées).
10. Repousse la plus éloignée de la section, très peu vigoureuse.
11. Feuilles fasciculées entre lesquelles se sont développées les repousses figurées après une section pratiquée en mars un peu plus haut que l'insertion des repousses C, 7, 8, 9. Cette première section a été enlevée par la deuxième qui a été faite plus bas sur la même branche. Celle de gauche, la repousse C. (On n'a pas représenté les feuilles fasciculées entre lesquelles se sont développées les repousses 7, 8, 9.)
12. Moitiés des fourreaux éclatés des écailles basilaires.

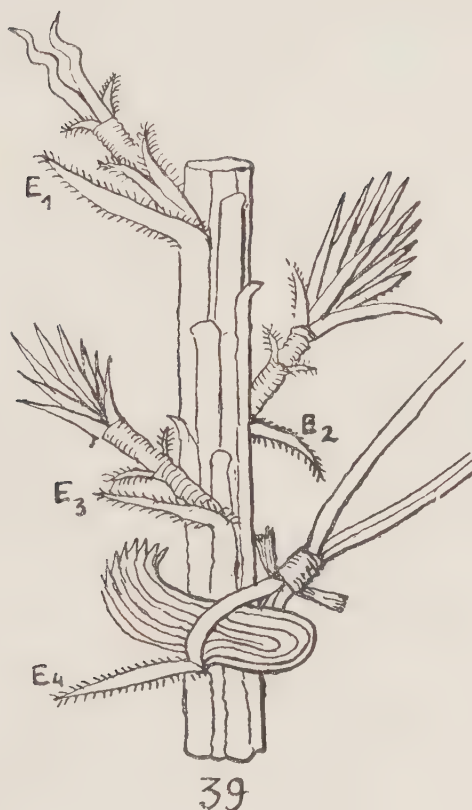


FIG. XVIII. — Repousse très vigoureuse sectionnée le 20 avril 1928.

E_1 , E_2 , E_3 , E_4 , quatre écailles vertes, à l'aisselle desquelles se sont développés des bourgeons.

En E_1 , feuilles fasciculées très vigoureuses, ondulées vers le sommet, probablement parce que la rapidité de leur croissance a fait éclater les deux écailles basilaires supérieures seulement; les autres écailles basilaires ont résisté et se sont développées plus que sur les feuilles normales.

En E_2 et en E_3 , feuilles en bouquet, comme sur la figure précédente.

En E_4 , feuilles fasciculées normales, entre lesquelles le bourgeon terminal du rameau court s'est développé, faisant éclater le fourreau basilaire qui ligotte les deux feuilles fasciculées un peu plus haut et oblige le bourgeon à se replier en U. L'extrémité des feuilles de ce bourgeon se redresse; une sinuosité ou « frisure » est manifestement en voie de formation.

en forme d'U ; et le lien persistant quelque temps, sur les feuilles adultes apparaissent des sinuosités ou « frisures ». Les pins à feuilles ainsi frisées sont réputés fournir une récolte de gemme notablement plus abondante que les autres (1).

Une autre anomalie se montre très souvent sur les repousses ; on y rencontre, beaucoup plus nombreuses que sur les branches normales, des feuilles fasciculées groupées, non par deux, mais par trois (feuilles ternées).

Dans un travail inédit de M. le professeur Devaux, qu'il a bien voulu nous faire lire lorsque nous lui avons communiqué la présente étude, il a noté à ce sujet l'intéressant fait suivant qu'il nous autorise à publier : Arrachant au hasard une poignée de feuilles à une repousse vigoureuse sur un pin mutilé par le vent marin, il a compté dix-sept rameaux courts à feuilles associées par trois et un seul à feuilles associées par deux (Observation du 28 août 1905, au bois de pins de la Chambre d'Amour, à Anglet, près Biarritz).

VII. — Les feuilles fasciculées.

Ce sont les plus importantes par leur développement ; elles constituent à elles seules tout le feuillage vert du pin adulte ; elles sont toujours décrites dans tous les traités ; tout le monde les connaît sous le terme courant, commercial et industriel d' « aiguilles de pin ».

Toutes les recherches qui vont suivre, physiologiques et morphologiques, n'auront pas d'autre objet.

a) FORME. — Les feuilles fasciculées du Pin maritime ont

(1) Il y a dans les forêts domaniales de notre région des peuplements entiers de pins ayant cette particularité, et donnant en effet une récolte plus abondante.

Ce renseignement m'a été donné par M. Buffault, conservateur des Eaux et Forêts à Bordeaux.

Peut-être cette particularité physiologique, qui mériterait une étude détaillée, provient-elle de mutilations dont l'arbre jeune a été l'objet et dont ces « frisures » sont la marque, comme on vient de le voir.

la forme d'aiguilles vertes portées par paires sur de courts rameaux spéciaux ; elles sont persistantes ; à 2 ans, âge où elles ont acquis leur structure adulte, chacune d'elles a la forme d'un demi-cylindre, brusquement effilé en pointe assez aiguë à son extrémité libre et présentant un étran-

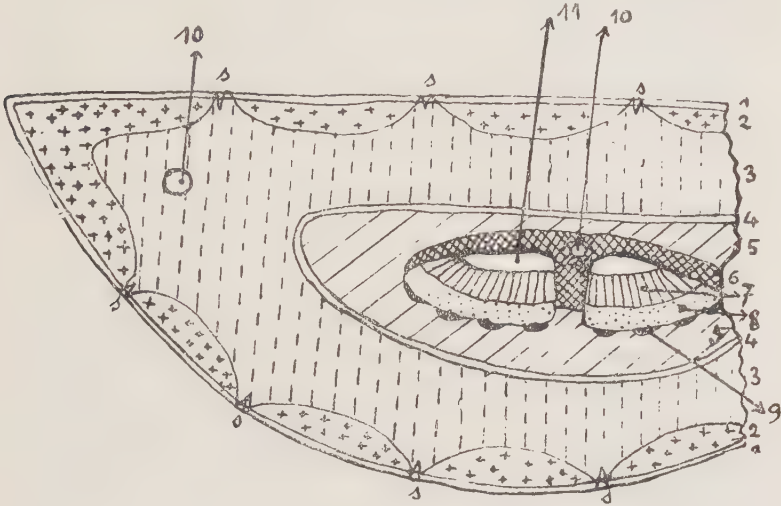


FIG. XIX. — Coupe schématique transversale à mi-longueur dans une feuille fasciculée de 2 ans de pin maritime colorée au Soudan III.

1. Épiderme avec stomates.
2. Sclérenchyme.
3. Parenchyme chlorophyllien.
4. Endoderme.
5. Tissu de transfusion aréolé (hachures obliques).
6. Tissu subérifié et lignifié (en hachures croisées).
7. Bois.
8. Liber.
9. Cellules subérifiées et non lignifiées (en noir épais).
10. Canaux sécréteurs.
11. Lacune intraligneuse.

glement à sa base, qui, sous les écailles brunes qui l'enveloppent, est incolore ; dans le bourgeon elles sont accolées par leurs faces planes orientées vers l'axe de la branche portant le rameau court (Fig. VI).

Ces feuilles vivent jusqu'à 5 ou 6 ans, âge qu'elles ne dépassent pas en général.

b) STRUCTURE. — La constitution de ces feuilles est celle qui est décrite dans tous les ouvrages. Pourtant nous devons la donner en détail pour relever certaines particularités nouvelles ou rectifier des erreurs.

Nous examinerons successivement la partie moyenne de la feuille et sa base.

α. STRUCTURE DE LA PARTIE MOYENNE DE LA FEUILLE. — Une coupe transversale dans la partie moyenne d'une feuille de plus de 2 ans comprend, de la périphérie vers le centre, les parties suivantes (Fig. I) :

1. *L'épiderme*, muni de stomates répartis sur les deux faces, plane et convexe.

Il est formé de cellules isodiamétriques en coupe transversale et dont la longueur en coupe longitudinale est environ quintuple du diamètre; ces cellules rectangulaires, vues de face, ont un contour ondulé et sont placées bout à bout, suivant la longueur de l'aiguille.

Leur cavité est très réduite, presque punctiforme en coupe transversale; elles contiennent de l'oléorésine et jamais d'amidon; leur protoplasma et leur noyau sont très difficiles à apercevoir.

Chacune d'elles est complètement entourée par la cuticule, qui est plus épaisse sur la face externe que sur toutes les autres. La membrane ainsi recouverte de cutine est lignifiée et montre des couches concentriques d'épaississement très visibles.

L'épiderme de la face supérieure et celui de la face inférieure de la feuille sont identiques entre eux.

Seule la cuticule des cellules existant à la jonction des deux faces et formant le bord de la face supérieure plane présente un très fort bourrelet de cutine.

2. *L'hypoderme*, formé de sclérenchyme, en fibres épaissies, lignifiées, formant des masses plus volumineuses près des arêtes de la feuille, aminci contre les stomates, d'épaisseur plus grande à égale distance entre eux.

Ces fibres ont des cavités plus larges que celles des cellules épidermiques; elles sont aussi beaucoup plus

allongées; elles sont fortement lignifiées et leur paroi présentant des stries concentriques d'épaississement est traversée par de fins canalicules faisant communiquer entre elles les cavités des fibres voisines.

La cavité de ces fibres a un contenu où il est impossible de distinguer le protoplasma et le noyau; mais ils existent certainement puisque ces fibres sont vivantes et contiennent de l'oléorésine sous forme de gouttelettes colorables au Soudan III dont on observe nettement les fluctuations; mais pas plus que dans l'épiderme, on n'y trouve jamais d'amidon.

3. Le *parenchyme chlorophyllien*, comprenant deux ou trois couches de cellules, mérite une description un peu détaillée.

Ses « faux replis ». — On sait depuis longtemps qu'une coupe transversale de la feuille montre de singulières expansions membraneuses s'avancant plus ou moins profondément dans les cavités des cellules de ce tissu (Fig. XX, 1). Tous les anatomistes admettent sans conteste que ce sont des replis formés par la membrane *vers l'intérieur* de la cavité cellulaire, replis constituant des sortes de cloisons incomplètes. Cette interprétation, qui semble si bien répondre à l'évidence de ce que l'on voit, est cependant tout à fait inexacte, comme il est facile de le constater en effectuant non seulement des coupes transversales, mais aussi des coupes tangentielles et des coupes radiales.

En coupe transversale (Fig. XX, 1), une cellule de l'assise superficielle (A) présente généralement une cloison (b) venant de l'extérieur et une autre (b') venant de l'intérieur, toutes deux normales à la surface extérieure. Ces deux fausses cloisons vont à la rencontre l'une de l'autre, de sorte qu'elles divisent la cellule en deux moitiés placées côte à côte, imitant quelquefois, à s'y méprendre, deux cellules d'un parenchyme palissadique. Mais ces deux fausses cloisons ne se rejoignent pas, et l'espace compris entre leurs bords (cellule A, b, b') figure tout à fait une ponctuation. Cependant pour les cellules plus profondes

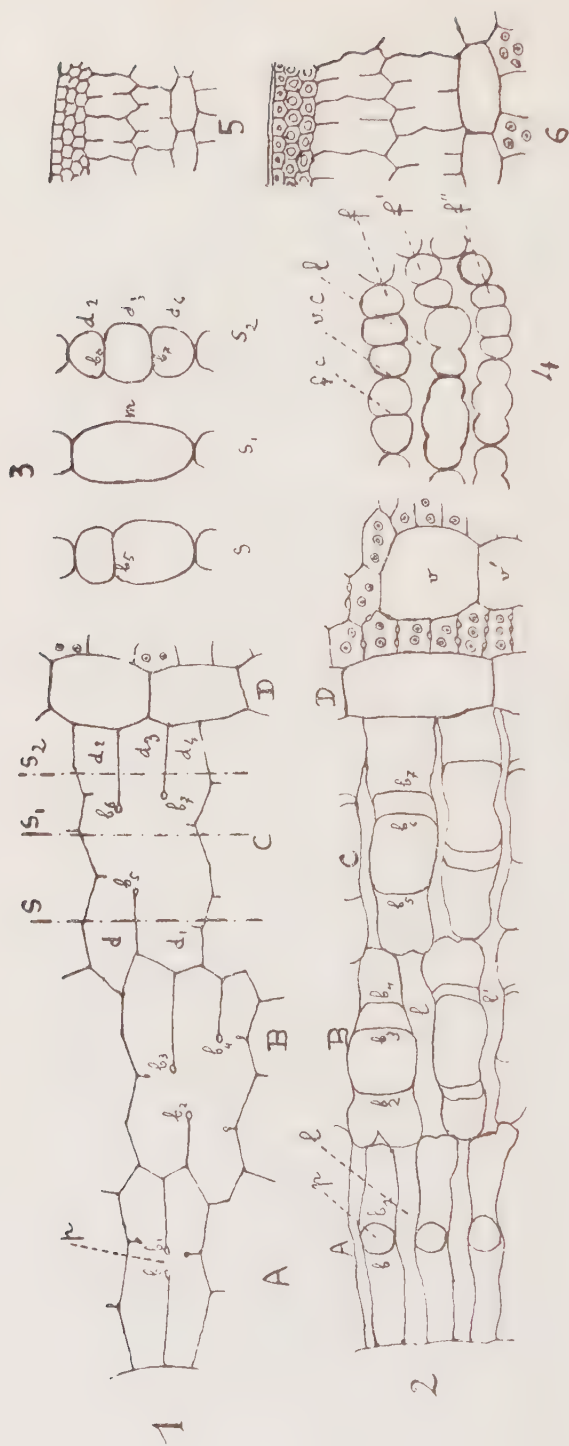


Fig. XX.

1. Portion de coupe transversale schématique montrant trois cellules de parenchyme chlorophyllien A, B, C, et deux cellules d'endoderme D. G = 250.
b₁, b₂, b₃, b₄, b₅, b₆, b₇, bords des fausses cloisons; p, fausse ponctuation; d₁, d₂, d₃, d₄, d₅, d₆, d₇, digitations accolées.
2. Portion de coupe longitudinale schématique radiale dans la même feuille, mêmes lettres; v et v', cellules vivantes du peridome, entourées de cellules mortes.
3. S₁, S₂, coupes selon les plans S₁, S₂ dans la cellule C.
4. Portion de coupe transversale dans les mêmes tissus; f, c, fausse cloison; f', c', vraie cloison; f'', c'', trois couches de cellules; l, lacunes.
5. Portion de coupe transversale dans feuille jeune (10 centimètres de longueur).
6. Portion de coupe transversale dans feuille adulte (20 centimètres de longueur).

La comparaison de ces deux coupes, dessinées au même grossissement (6x), montre que les bords opposés des deux fausses cloisons ne se rapprochent pas, mais au contraire s'éloignent au cours du développement.

(B et C), cette opposition n'existe pas et l'espace est beaucoup plus grand (cellule C, b_5 , b_6 , b_7).

Une coupe longitudinale radiale (Fig. XX, 2) montre les cellules aplaties, particulièrement celles de l'assise extérieure A; les deux fausses cloisons, vues ici de face, laissent entre leurs bords arrondis b , b_1 un espace circulaire p qui présente avec les ponctuations une ressemblance plus complète encore qu'en coupe transversale. Mais dans les cellules plus profondes (B et C), cet espace étant beaucoup plus large (b_2 , b_3 , b_5 , b_6), avec un contour quadrangulaire et des angles arrondis, cette apparence n'existe plus; même l'un des bords de l'intervalle est souvent double, ce qui s'explique parce que, de ce côté, il y a non pas une fause cloison dans la même cellule, mais bien deux (C, b_6 , b_7).

Les coupes transversales et les radiales semblent jusqu'ici confirmer l'interprétation classique; il n'en est pas du tout de même quand on regarde la coupe tangentielle; l'aspect que l'on voit est si nouveau que l'on est déconcerté au premier abord; il rappelle, en effet, beaucoup l'apparence de certains tissus polissadiques des feuilles de dicotylédones, examinés de face à travers l'épiderme (Fig. XX, 4); on y voit des cellules arrondies soudées latéralement en files transversales, laissant entre elles de larges espaces, de véritables lacunes. On voit aussi, il est vrai, çà et là, une membrane commune à contour elliptique envelopper deux ou trois membranes circulaires.

Nous interprétons cet aspect de la manière suivante, schématisée en S , S_1 , S_2 sur la figure XX, 3, qui représente en coupe tangentielle la même cellule C que la figure XX, 1, C représente en coupe transversale. *Cette cellule est étoilée* et possède des expansions en doigts de gants d , d_1 , d_2 , d_3 , d_4 , dirigées les unes vers la surface, les autres vers la profondeur. La coupe tangentielle faite en S_2 à travers les digitations cylindriques montre chacune d'elles sous l'aspect d'une circonférence d_2 , d_3 , d_4 , tandis qu'elle donne, si elle est faite en S_1 , S_1 au milieu de la cellule,

une grande ellipse enveloppant les trois cercles, et en S la coupe donne deux cercles inégaux.

Cette interprétation est d'autant plus évidente que dans une coupe moins mince, les deux aspects précédents, les circonférences contiguës ou l'ellipse qui les enveloppe par deux ou par trois, se superposent par un simple changement de la mise au point *pour les mêmes cellules*.

Les fausses cloisons ne sont donc pas des *replis* de la membrane *vers l'intérieur*, mais tout au contraire la portion mitoyenne de deux expansions contiguës concrescentes *vers l'extérieur*, formant de véritables digitations d, d_1, d_2, d_3 , absolument comme dans les parenchymes étoilés classiques (moelle des joncs, etc.), mais avec cette particularité que les branches de l'étoile, au lieu de rester séparées, se sont ici rapprochées comme les doigts d'une main et même soudées sur toute leur longueur.

Chaque fausse cloison, regardée à tort comme un repli, c'est-à-dire comme une formation croissant vers l'intérieur, représente donc la soudure des deux parois mitoyennes de digitations, croissant nettement vers l'extérieur, comme c'est la règle. Et dès lors, l'exception présentée par le parenchyme chlorophyllien des feuilles des Pins n'existe pas; c'est un parenchyme étoilé, très analogue au parenchyme spongieux des feuilles à structure bifaciale, mais ayant un aspect massif en coupe transversale à cause de la soudure des ramifications voisines; en coupe longitudinale, il présente des espaces intercellulaires tellement développés qu'ils constituent de véritables lacunes alternant avec les lames transverses de parenchyme, aussi étendues qu'elles en largeur et presque autant en épaisseur (1, fig. XX, 4). Les cellules de ce tissu étoilé sont, du reste, très aplaties dans le sens transversal (Fig. XX, 2, A), surtout les plus voisines de la surface (A). Leur hauteur est quatre à cinq fois moindre que leur longueur (radiale) et deux à trois fois que leur largeur (tangentielle).

La cause qui a obligé le parenchyme à se disposer ainsi est, selon nous, l'action mécanique puissante exercée sur

lui par la gaine rigide constituée par l'épiderme et l'hypoderme sclérifié; elle les tend fortement, obligeant toutes les digitations à s'allonger parallèlement à la force de traction, par conséquent normalement à la surface.

Le tissu chlorophyllien des aiguilles de pin est donc formé de cellules étoilées ou digitées; mais la soudure en *fausses cloisons* des membranes mitoyennes des digitations voisines masque cette forme réelle étoilée sous une fausse apparence massive.

Cette manière de voir était celle de Van Tieghem, qui l'exposait dans son cours du Muséum vers 1890 (1), mais qui ne l'a donnée en détail dans aucune de ses nombreuses publications. Elle est tout à fait opposée aux idées courantes dont le mot de *replis internes* exprime si bien l'inexactitude.

Elle se démontre d'une façon irréfutable : *numérique*. Mesurées à la chambre claire sur les coupes transversales de deux feuilles, l'une très jeune (Fig. XX, 5) (6 centimètres de long) et l'autre à son plein développement (Fig. XX, 6) (20 centimètres de long), les distances des bords des faux replis opposés se montrent égales : or, si la notion de « replis internes » était exacte, c'est-à-dire si ces replis s'accroissaient à partir de la membrane *vers l'intérieur* de la cellule, les bords des fausses cloisons opposées se seraient rapprochés forcément, ce qui n'a pas eu lieu.

Le parenchyme chlorophyllien possède des canaux sécréteurs qui sont bien connus. Les plus gros sont situés au voisinage des arêtes et les plus petits, égaux entre eux, forment un entourage régulier à mi-épaisseur dans le parenchyme chlorophyllien.

4. *Endoderme*. — L'endoderme, très net, a ses cellules régulières, en forme de tonneau, convexes, la face interne vers l'intérieur et la face externe vers l'extérieur, plates radialement; les coupes colorées par le Soudan III et les

(1) Je tiens ce renseignement de la bienveillance de M. le professeur Molliard.

réactifs de la subérine montrent que ses membranes radiales ne sont nullement subérifiées, comme on le dit souvent à tort.

Beaucoup d'auteurs, Daguillon, Bertrand, Laurent, Pipault, mentionnent fréquemment le fait de la subérification des membranes radiales de l'endoderme chez les feuilles des Pins, des Conifères et même d'autres Gymnospermes; ils citent Van Tieghem comme ayant reconnu le même fait; nous avons lu très attentivement les mémoires de Van Tieghem et nous devons dire que, nulle part, le mot de subérification ne s'y trouve écrit à propos de l'endoderme des feuilles.



FIG. XXI. — Cellules de l'endoderme, vues en coupe transversale.

I. Traitée au vert d'iode. La membrane radiale a vivement fixé le colorant (en noir). G. = 830.

II. Traitée au Soudan III. Aucune membrane n'a fixé le colorant. G. = 830.

Fortement lignifiées, comme le montrent le vert à l'iode et la phloroglucine, les membranes radiales de l'endoderme ne présentent pas trace de subérine. Ce fait est évidemment d'importance secondaire. Cependant, il nous a paru utile de le signaler pour rectifier une erreur courante, presque banale, et puis à cause du rôle que des recherches récentes ont attribué à l'endoderme. Sir Jaghadis Chunder Bose, le célèbre biologiste hindou, attribue à l'endoderme un rôle propulseur très important dans la montée de la sève, au point que l'on a été jusqu'à donner à cette assise le nom de « cœur végétal ». Sa structure est donc importante à préciser dans tous ses détails.

D'ailleurs, les plissements subérifiés, si caractéristiques de l'endoderme de la racine, appelés aussi « ponctuations de Caspari », ont un rôle très important que les belles

expériences de Ruft de Lavison ont mis en évidence.

Ce rôle consiste à opposer un obstacle infranchissable au passage de l'écorce vers le cylindre central, et *vice versa*, des substances dissoutes qui circulent non pas *par osmose à travers les membranes* d'une cellule à une autre cellule, de protoplasma en protoplasma, mais *par adsorption à la surface des membranes*.

Ainsi sont arrêtés les sels des métaux lourds, poisons qui pourraient venir de l'extérieur; probablement aussi, les sels dissous dans la sève élaborée qui pourraient fuir vers l'extérieur.

Ce rôle, si important dans la racine, n'existe pas dans la feuille, organe aérien; peut-être est-ce une des causes de l'absence de la subérine dans l'endoderme de cet organe. Absence qui est générale chez tous les Gymnospermes que nous avons examinés.

Les cellules de l'endoderme contiennent en été beaucoup d'amidon dans leurs plastes et en toutes saisons de l'oléorésine dans leur cytoplasma.

5. *Péridesme*. — Le péridesme, formé par l'ensemble des tissus compris entre le faisceau libéro-ligneux et l'endoderme, comprend trois sortes d'éléments :

a) Des cellules mortes, à membranes lignifiées et à ponctuations aréolées formant une gaine plus ou moins complète autour du faisceau, c'est le *tissu de transfusion* proprement dit;

b) Des cellules parenchymateuses bien plus volumineuses, mélangées aux précédentes, mais vivantes, souvent riches en amidon et oléorésine, à membrane pectosique non lignifiée, sans ponctuations aréolées, à contour nettement convexe aussi bien en coupe transversale qu'en coupes longitudinales (radiales ou tangentiellles) (Fig. XX, 2, v);

c) Enfin, vers l'intérieur, des cellules à membrane revêtue intérieurement de subérine contenant en abondance des cristaux d'oxalate de calcium formant une gaine incomplète autour des deux faisceaux libéro-ligneux, et remplissant tout l'intervalle qui les sépare.

Ce dernier tissu ayant échappé à tous nos prédécesseurs, nous allons en donner une description un peu détaillée sous le nom de gaine subéreuse interne.

6. *La gaine subéreuse interne.* — A l'occasion des recherches physiologiques sur la sécrétion oléorésineuse qui seront exposées plus loin, nous avons fait usage d'un réactif, le Soudan III, en solution dans l'alcool; ce réactif colore en rouge les oléorésines, les corps gras et aussi la cutine et la *subérine*.

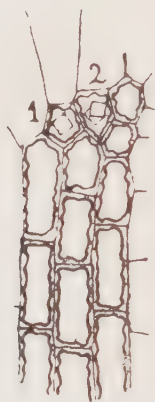


FIG. XXII.

Portion de la région interfasciculaire d'une coupe transversale de feuille; le revêtement subéreux coloré en rouge par le Soudan III (en trait fort) est détaché de la membrane et inégalement ondulé. En 1, 2, cristaux d'oxalate de calcium. Grossissement : 830.

Dès 1908, nous avons constaté que les coupes transversales de feuille de *Pin maritime*, colorées par ce réactif, présentaient entre les deux faisceaux et au contact de la face interne du bois, une région dont les membranes fixaient vivement le colorant rouge.

Cette coloration était si marquée et s'étendait sur une surface si notable que nous n'avions pas supposé à ce moment qu'une particularité si visible avait pu échapper à l'observation.

Il en était pourtant bien ainsi : la gaine subérifiée des faisceaux libéro-ligneux du Pin maritime n'avait été vue par personne ou du moins aucun auteur, à notre connaissance, ne l'avait décrite.

L'ensemble de ce tissu est représenté en hachures croisées sur la figure XIX.

Ces membranes fixent tous les autres colorants de la subérine : potasse caustique, brun bismarck, chloro-iodure de zinc, etc. Elles montrent, à l'intérieur de la membrane lignifiée, un revêtement très mince, mais très net, de subérine, qu'il est facile de détacher de la membrane par l'action préalable de l'acide acétique; la figure XXII montre ce revêtement partiellement détaché de la membrane externe incolore, gonflé, ridé, il est, lui, vivement coloré en rouge.

Par la potasse à chaud, ce revêtement fond et donne des gouttes jaunes, ce qui confirme sa nature subéreuse.

La limite de ce massif subéreux, en coupe transversale, est, à droite et à gauche, le bord interne des deux faisceaux libéro-ligneux; extérieurement une ligne parallèle au bord supérieur de la feuille, et séparée de l'endoderme par deux rangées de tissu de transfusion; intérieurement la limite est une ligne parallèle aussi à l'endoderme et séparée de cette assise par une couche de tissu aréolé; l'ensemble a la forme d'un T dont la tête borde les deux plages ligneuses et dont le jambage s'enfonce entre elles, les dépasse, s'arrête à la hauteur de la limite externe du liber. Ce tissu existe à l'état d'éléments disjoints contre le bord libérien; dans les feuilles très âgées, il forme à cette place une ligne continue.

Chacune des cellules subérifiées est, en coupe transversale (Fig. XXIII), de forme rectangulaire, à grande dimension parallèle au plan médian de la feuille entre les deux faisceaux, et parallèle au contour de chaque faisceau dans son voisinage immédiat: en somme, ces cellules forment autour des faisceaux une gaine d'éléments subérifiés qui a à plusieurs couches entre les deux faisceaux ainsi que sur

la face intraligneuse de chacun d'eux et qui est discontinue sur leur face extralibérienne.

Ces cellules, rectangulaires au bord des faisceaux, sont

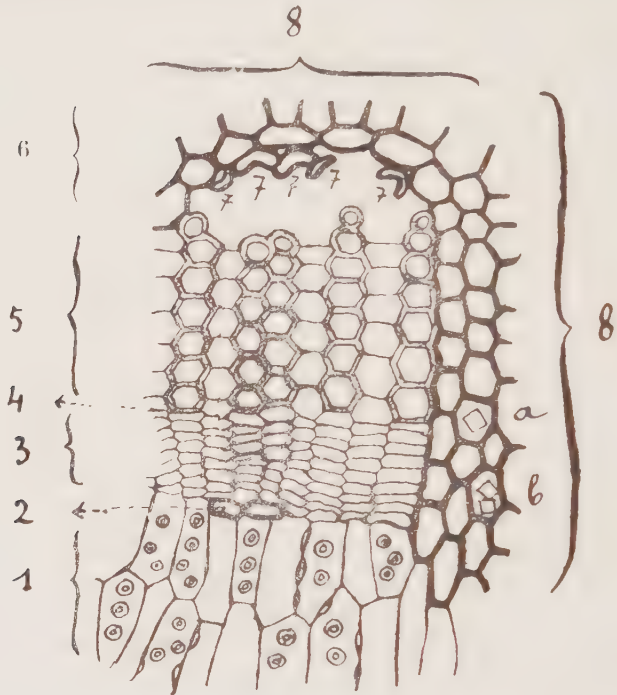


FIG. XXIII. — Portion de coupe transversale de feuille de 2 ans, faite à mi-longueur colorée au Soudan III.

1. Tissu de transfusion.
2. Cellules subérifiées non lignifiées à oxalate de Ca extralibériennes (en trait noir épais). Les cristaux d'oxalate de calcium qu'elles contiennent ne sont pas figurés.
3. Liber.
4. Cambium.
5. Bois.
6. Lacune intraligneuse.
7. Cellules de tissu subéreux en voie d'atrophie.
8. Cellules subérifiées à oxalate de calcium (en trait noir épais). Les cristaux ne sont représentés que dans deux des cellules : a, b.

Grossissement : 630.

polygonales dans la partie centrale de la plage, et n'ont pas de méats entre elles.

Elles sont bourrées de cristaux d'oxalate de calcium, prismes droits à bases carrées qui se montrent en coupe transverse comme des carrés réfringents incolores (Fig. XXII, 1 et 2; Fig. XXIII, a et b).

La présence de l'oxalate de calcium dans des cellules à membrane subérifiée est un fait fréquent, mais non constant.

Ce qui est inattendu, c'est ici l'abondance des cristaux dans ces cellules, et surtout le nombre même de ces cellules qui constituent un véritable massif occupant toute la longueur de la feuille, tout son intervalle interfasciculaire et entourant presque complètement chacun des faisceaux.

En coupe longitudinale radiale, ces cellules apparaissent (Fig. XXIV) rectangulaires, cinq ou six fois plus longues que larges, disposées en files remplies de cristaux prismatiques d'oxalate de calcium, relativement gros, alignés plus ou moins régulièrement, eux aussi, dans la cavité qu'ils remplissent presque entièrement.

7. *Faisceaux libéro-ligneux*. — Les deux faisceaux libéro-ligneux sont séparés par le parenchyme lignifié subérifié et oxalifère dont il vient d'être question.

Chaque faisceau comprend une dizaine de rangées de vaisseaux ligneux, continuées par autant de rangées de tubes criblés libériens; cinq ou six rayons médullaires parenchymateux, d'une seule épaisseur de cellules divisent chaque faisceau en autant d'îlots libéro-ligneux contenant une dizaine de files radiales, tant pour le bois que pour le liber.

8. *Canaux sécréteurs du périderme*. — A l'intérieur du tissu subérifié interfasciculaire existe toujours chez le Pin maritime un, deux et jusqu'à trois canaux sécréteurs dans les feuilles très vigoureuses. Ce caractère très important de la feuille n'a pas été signalé de façon nette par M. Costantin; au contraire, on pourrait croire en lisant

son traité, que ces canaux n'existent pas dans la feuille des pins et que cette absence constitue même un des caractères anatomiques de la tribu des Pinées.

Voici ce qu'on lit dans son ouvrage, page 258, tome II, sous le titre :

« *Abiétinées. Caractères généraux.* — Les Abiétinées

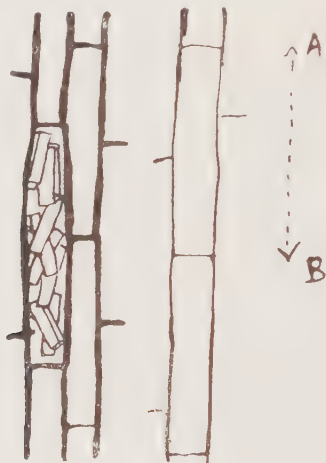


FIG. XXIV.

Portion de coupe longitudinale radiale montrant les cellules du tissu subérifié. L'une d'elles est figurée avec son contenu de cristaux prismatiques d'oxalate de Ca. Le revêtement de subérine coloré par le Soudan III est indiqué par un trait plus fort pour le tracé de la membrane. A droite, cellules d'endoderme, vues sur la même coupe, pour montrer que leur longueur est sensiblement la même, AB, et que si le cadre — non figuré ici — y était subérifié, il serait vu transversalement sous la même épaisseur AB, et, par conséquent, se colorerait par le Soudan III avec la même intensité. G = 430.

sont des arbres à feuilles isolées dont la racine a des canaux sécréteurs dans sa stèle, dont la tige en possède dans sa stèle et dans son écorce, et dont la feuille n'en possède que dans son écorce. »

Plus loin, page 261, on trouve sous le titre :

« *Abiétacées.* — La feuille, toujours uninerve, n'a de canaux sécréteurs que dans son écorce. »

Or, dans les feuilles âgées de 1 an et de plus de 1 an du Pin maritime, dans le tissu subérifié intraligneux, près de la pointe du bois primaire, il y a *toujours* un canal sécrèteur, souvent *deux*, et nous en avons compté jusqu'à trois ; ils sont, comme le montrent les réactifs des oléorésines (Soudan III, acétate de cuivre, etc...) remplis par une sécrétion acide, tout comme les canaux de l'écorce.

Ils se prolongent moins loin que ces derniers, car dans la partie rétrécie et blanche qui correspond au pétiole de la feuille, il n'existe que les prolongements des deux canaux de l'écorce, au voisinage des arêtes (canaux marginaux) ; la partie interfasciculaire est occupée par un gros massif sclérenchymateux (V. p. 73, fig. XXV).

C.-E. Bertrand avait parfaitement vu ces canaux et reconnu leur existence constante chez les Pins dont la feuille a deux faisceaux libéro-ligneux.

Van Tieghem reconnaît le même fait dans les quinze espèces sur les soixante-cinq qui constituent le genre Pin ; mais il en donne une interprétation qui est peut-être la cause pour laquelle M. Costantin a écrit ce qui est cité plus haut, car un savant averti et consciencieux tel que lui a certainement choisi les échantillons les plus convenables à son étude, et le caractère en question ne pouvait manquer d'y être vu.

Selon Van Tieghem, les canaux sécréteurs du périderme de la feuille adulte étaient primitivement chez la feuille très jeune DANS LE BOIS ; ce n'est qu'au cours du développement et de la croissance qu'ils ont ÉMIGRÉ dans le périderme, hors du faisceau ligneux, dont ils ne sont d'ailleurs jamais bien éloignés.

Cette manière de voir est d'autant plus défendable que, comme on l'a vu par nos résultats déjà exposés (tissu chlorophyllien) et comme on le reverra plus loin (lacune intraligneuse), les tissus de la feuille adulte du Pin sont très puissamment distendus par la gaine de sclérenchyme qui la cuirasse, ce qui doit produire des modifications considérables dans l'arrangement des tissus au cours de la croissance.

M. Costantin a aussi très bien pu considérer que le tissu de transfusion qui forme deux arcs autour du faisceau, l'un intraligneux, l'autre extralibérien, *est réellement encore du bois*; et comme les canaux sécréteurs se trouvent à l'intérieur de l'arc intraligneux, ils sont bien effectivement *dans le bois*.

Ils ne sont donc pas hors de la stèle, ce qui justifie entièrement le caractère taxonomique adopté par M. Costantin pour les Pins et les Abiétinées.

Nous partageons entièrement cette interprétation des faits anatomiques, qui fait intervenir une notion ressortant clairement de notre travail : les profondes modifications subies par les tissus de la feuille au cours du développement.

Mais cette mise au point ne nous a pas parue inutile : le traité de M. Costantin, étant à juste titre classique, se trouve entre les mains d'étudiants peu habitués à l'exégèse, qui pourraient être déroutés et perplexes. D'autant qu'un autre ouvrage, écrit aussi tout spécialement pour eux, celui de MM. Coupin, Jodin et Dauphiné, montre avec une parfaite évidence ces canaux sécréteurs dans le péri-desme du Pin maritime, en dehors du *bois* (en prenant ce mot *bois* dans son sens habituel).

Une autre cause d'erreur, mais qui, je le répète, n'a rien à voir selon moi avec ce qui précède, peut avoir été l'examen d'échantillons conservés à sec, en herbier.

Nous avons fait la comparaison de feuilles de Pin maritime conservées en herbier sèches et des feuilles identiques cueillies sur le même rameau au même moment, mais conservées dans le formol à 5 p. 100 ou dans l'alcool (à 50 ou à 90 degrés). Ces échantillons étaient conservés depuis un an. La différence est très considérable.

Les membranes pectosiques des échantillons d'herbier ne se colorent plus que très faiblement ou pas du tout par le carmin aluné. Les membranes subérifiées profondes se colorent de façon très pâle et *les canaux sécréteurs du péri-desme ne se voient pas*.

Pour ce qui est de la forme des cellules, elle est aussi sensiblement altérée : les feuilles de Pin maritime séchées sont concaves sur leur face supérieure. Nous avons eu beau traiter les coupes par l'eau de Javel, jamais n'a pu être obtenu le redressement des membranes ni le retour à la forme initiale. M. Bernard (*Le Bois centripète dans les feuilles des Conifères*, p. 252) indique, pour les échantillons qu'il a étudiés provenant de l'herbier de Leiden, qu'« un séjour de quelques minutes dans l'eau de Javel suffit pour leur rendre la forme et l'apparence de coupes de feuilles fraîches ». Nous n'avons pu, loin de là, obtenir le même résultat.

D'après l'expérience venant d'être citée, il est donc très prudent de n'opérer que sur des échantillons non desséchés.

Pour ce qui est de la lacune intraligneuse qui va être décrite ci-dessous, nous sommes, au contraire, surpris au delà de toute expression que les auteurs ayant fait des coupes dans des feuilles âgées de Pin maritime conservées à sec en herbier ne les aient pas aperçues, car la dessiccation et la déformation des membranes qui en est la conséquence augmentent le volume des lacunes dans de très fortes proportions; elles sautent littéralement aux yeux.

Pour ces raisons, dans toutes ces recherches, nous avons constamment opéré sur des échantillons frais, soit vivants, soit conservés en milieu liquide.

Exceptionnellement pour quelques échantillons (Welwitschia, Gnetum), nous avons dû nous contenter de pièces d'herbier sèches; mais, dans ces cas, la conclusion que nous tirons ne nous paraît pas définitive. Il faudrait que des pièces fraîches puissent être examinées; nous espérons qu'elles le seront par des chercheurs mieux placés que nous ne l'avons été.

9. *Existence d'une lacune à la partie interne du bois.* — Un autre fait, concernant le tissu subéreux interne de la feuille du Pin maritime, est révélé par l'examen des coupes transversales de feuilles âgées (Fig. XXIII, 6). Contre la pointe interne des faisceaux ligneux, les cellules du tissu

subéreux arrondissent leurs angles, il s'y fait une délamination de la membrane, et des méats apparaissent; ils sont de plus en plus grands au fur et à mesure qu'ils sont plus près de la face supérieure, car les cellules qui les bordent se ratatinent dans cette région, prennent un contour concave par endroits, en forme de haricot, de croissant, puis finissent par s'aplatir entièrement; la figure XXIII montre de telles cellules en voie d'atrophie; à leur place, une cavité se forme; elle occupe toute la longueur de la feuille à la face interne du bois; elle est entièrement tapissée de cellules à membrane subérifiée sans méats entre elles dans ses couches extérieures, donc formant un revêtement imperméable.

Cette lacune, d'un volume appréciable, est entièrement constituée dès la deuxième année; elle grandit jusqu'à la troisième année, mais n'augmente pas ultérieurement.

Indiquons maintenant quel rôle joue, selon nous, cette cavité, qui jusqu'ici avait, malgré sa taille, passé inaperçue des anatomistes.

10. *Contenu de la lacune intraligneuse.* — Nous nous sommes demandé quel était le contenu de la cavité centrale à paroi subérifiée qui vient d'être décrite le long de la partie interne du bois dans la feuille du Pin maritime. Nous avons fait les expériences suivantes :

1° Nous avons sectionné, obliquement pour que la section soit plus étendue, donc plus visible, une feuille de Pin venant d'être cueillie, *plongée dans un récipient plein d'eau* additionnée d'eau de Seltz.

Si la cavité intraligneuse avait contenu un gaz, des bulles auraient dû se former sur la partie de la section correspondant à la lacune, comme elles se forment sur la surface intacte à l'orifice de chaque stomate, avec une telle régularité que cette surface extérieure de la feuille est recouverte d'un revêtement de bulles à peu près égales et équidistantes les unes des autres (1).

(1) Les bulles apparaissent contre la surface de la feuille, en

Dans ces conditions, la section, observée avec une forte loupe, n'a donné aucune bulle; le contenu de la lacune n'est donc pas gazeux;

2° Pour vérifier qu'il est bien liquide, nous avons sectionné *dans l'air* une feuille vivante et observé la section à la loupe; aussitôt faite, cette section s'est recouverte de gouttes liquides d'abord très petites, puis qui ont grossi et conflué en une grosse goutte couvrant toute la section.

Les premières gouttes apparues se sont formées sur le bois, puis sur la partie intraligneuse de la section, c'est-à-dire à l'emplacement même de la lacune.

Enlevant avec un buvard la goutte aussitôt formée, nous avons constaté qu'elle se reformait de la même manière; pressant avec précaution la feuille au-dessous de la section, nous avons augmenté le volume des gouttelettes exsudées et constaté à la loupe et même à l'œil nu que le liquide sortait bien de la lacune.

La cavité en question contient donc des liquides et, comme son voisinage avec le bois permet de le penser, de la sève brute : *c'est très vraisemblablement un réservoir particulier où chaque feuille conserve une provision de sève brute* qui lui permet sans doute de résister quelque temps à la sécheresse; une confirmation, selon nous, de cette manière de voir est que les feuilles de Pin maritime, par dessiccation, creusent toujours leur face plane et ne dépriment jamais leur face convexe. Dans ce cas, leur réservoir interne de sève se vide; or, il est situé du côté de la face plane; c'est pourquoi cette dernière se creuse toujours chez les feuilles fanées.

chaque point où il en existait déjà une qui se gonfle dans le liquide sursaturé de gaz dissous, c'est-à-dire en face de chaque stomate, dont la chambre sous-stomatique contient une bulle d'air. C'est dans chacune de ces bulles que le liquide sursaturé de gaz qui l'entoure laisse dégager une partie de ce gaz. La bulle, gonflée d'autant, devient alors visible, même à l'œil nu.

Ce procédé si simple pour déceler la présence d'un gaz dans un tissu végétal est dû à M. le professeur Devaux.

11. *Cause probable de la formation de la lacune intraligneuse.* — Peut-on essayer d'expliquer la cause qui produit la délamination du tissu subéreux interne et l'apparition des lacunes intraligneuses ? Elle pourrait résider, selon nous, dans la traction exercée sur les tissus intérieurs de la feuille, qui sont mous, par sa surface extérieure, qui est rigide et qui tend les tissus intérieurs comme le cadre d'un métier à broder tend les étoffes qu'on y dispose. La traction — qui est ici exercée non seulement en section, mais aussi dans le sens axial — est produite, d'une part, par la rigidité de la gaine extérieure et, d'autre part, par la turgescence des tissus. *Ce serait également une des causes de la torsion que présentent toutes les feuilles du Pin maritime âgées de plus de 1 an.* Car les variations de la turgescence et de la tension — liées, il est vrai, à celles de la croissance — ne lui sont pas identiques. En effet :

La surface externe croît plus vite que le volume propre des tissus, ce dernier étant mesuré par le volume extérieur, diminué de celui des espaces intercellulaires, méats et lacunes. C'est pourquoi les espaces intercellulaires se forment, et c'est la même cause — cette traction — qui, selon nous, peut expliquer la mortification et la résorption de certains tissus placés dans la région où les tractions s'exercent le plus activement.

Cette région est sans doute la pointe interne des vaisseaux ligneux ; déjà, dans les très jeunes feuilles, les vaisseaux du bois s'y résorbent, comme l'a montré M. Chauveaud, notamment pour le Pin pignon (*Recherches sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires, Annales des sciences naturelles, 9^e série, XII, 1*).

Dans un autre travail (*Du double faisceau foliaire chez les Sapins et les Pins, Annales des sciences naturelles, Bot., 8^e série, t. XIX, p. 335*), M. Chauveaud montre que les feuilles très jeunes des Pins et des Sapins n'ont, au début, qu'un seul faisceau qui, plus tard, se sépare en deux moi-

tiés égales. Il pourrait bien y avoir là une cause de l'apparition de la subérine dans cette région par un processus de cicatrisation interne.

β. STRUCTURE DE LA BASE DE L'AIGUILLE DE PIN. — La description qui précède se rapporte à la partie moyenne de la feuille. Il convient d'examiner aussi sa base.

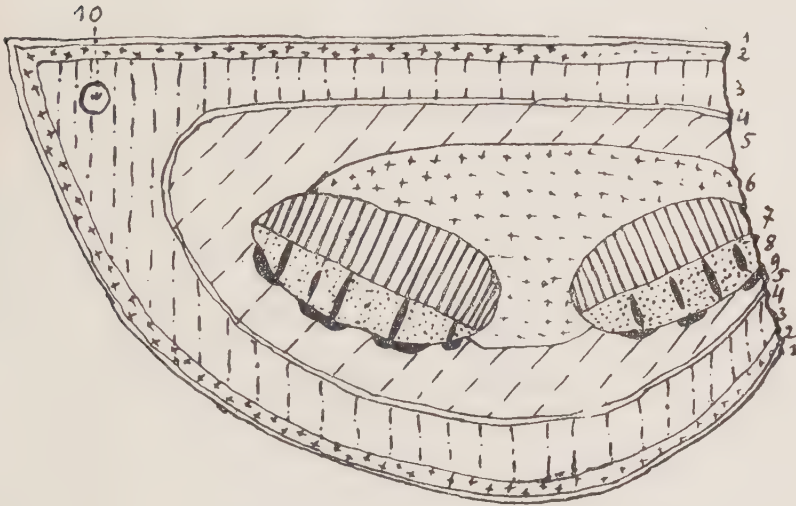


FIG. XXV. — Coupe schématique transversale à l'aisselle de la feuille âgée de 2 ans du pin maritime. Coloration au Soudan III.

1. Épiderme sans stomates.
2. Sclérenchyme.
3. Parenchyme non chlorophyllien.
4. Endoderme.
5. Tissue de transfusion non aréolé.
6. Sclérenchyme interfasciculaire.
7. Bois.
8. Liber.
9. Groupes de cellules subérifiées et non lignifiées (en noir épais).
10. Canal sécréteur.

Une coupe transversale (Fig. XXV) faite dans la partie basilaire rétrécie et non verte de la feuille montre que :

1° L'épiderme ne présente aucun stomate ;

2° L'hypoderme est réduit à une seule couche de cellules sur toute la surface de la feuille;

3° Un parenchyme non chlorophyllien, à membranes non sinueuses, présente entre ses cellules des grandes lacunes, presque aussi grandes que les cellules elles-mêmes; deux canaux sécréteurs seulement y existent près des angles;

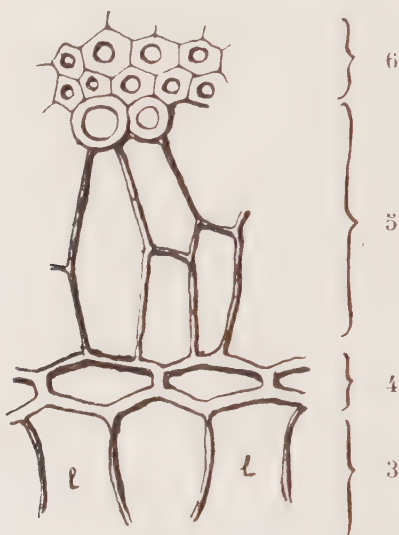


FIG. XXVI. — Portion de la coupe à l'aisselle de la feuille de 5 ans.

3. Parenchyme non chlorophyllien sans replis, avec énormes lacunes *L*.
4. Endoderme de forme anguleuse.
5. Tissu non aréolé.
6. Sclérenchyme interfasciculaire.

G. = 600.

4° Un endoderme à membranes également épaisses sur les diverses faces de chaque cellule qui est en forme d'hexagone aplati;

5° Un périderme constitué par du parenchyme pectosique, sans trace de ponctuations aréolées;

6° Un très épais massif sclérenchymateux limité par un contour en forme de hache franque à partie rétrécie entre

les deux faisceaux et à parties élargies inégales, la plus grande étant du côté du bois ;

7° Les deux faisceaux libéro-ligneux, à contour elliptique, dont le bois est à peine plus étendu que le liber.

Dans la partie libérienne des rayons médullaires se trouvent de nombreuses cellules à revêtement interne de subérine et bourrées de cristaux d'oxalate de calcium.

De telles cellules existent aussi contre le bord inférieur du liber ; il n'en existe aucun dans le bois ni contre sa face supérieure.

Le tissu subéreux interne de la feuille de Pin maritime s'arrête donc avant la base de la feuille et ne se raccorde pas avec le liège péridermique des branches ; c'était à examiner, puisque le tissu subéreux interne apparaît dans les feuilles à peu près en même temps que le périderme sur la tige qui les porte.

Ces deux formations, périderme de la tige et tissu subéreux interne de la feuille, sont donc entièrement indépendantes l'une de l'autre.

VIII. — **Constance du tissu subéreux profond chez les Abiétacées.**

Le tissu subéreux profond formant gaine autour des faisceaux libéro-ligneux du Pin maritime existe-t-il ailleurs ? Telle est la question que nous nous sommes posée.

La réponse est fort nette :

Ce tissu existe *chez tous* les Pins et les autres Abiétacées examinés et manque chez les autres Gymnospermes.

Les espèces où nous avons trouvé ce tissu sont :

Abiétacées.

Genre Pinus : P. monophylla, P. maritima, P. montana Mill., P. Silvestris Linn., P. pinea Linn., P. Thunbergii Parlat., P. Halepensis Mill., P. Banksiana Lamb., P. Mitis Mich., P. Massoniana Lamb., P. laricio austriaca Math., P. laricio calabrica Hort., P. Inops Ait., P. Insignis Dougl., P. ponderosa

Dougl., *P. Bungeana* Zucc., *P. patulus* Scheed,
P. Canariensis, *P. longifolia*.

Genre *Picea* : *P. normanniana* Link., *P. morinda* Link.

Genre *Abiès* : *A. pinsapo* Boiss, *A. pinsapo glauca*
Boiss, *A. cephalonica* Link.

Genre *Tsuga* : *T. canadensis* Carr.

Genre *Cedrus* : *C. Libani* Barr., *C. atlantica* Hort ,
C. deodara Loud.

Genre *Larix* : *L. europea* Carr.

Les espèces où nous avons reconnu l'absence complète
de ce tissu sont :

Araucariacées.

Araucaria imbricata Pav.

Podocarpacées.

Podocarpus neriifolia R. Br.

Stachycarpus macrocarpus Sieb. et Zucc.

Taxacées.

Taxus baccata.

Torreya nucifera Sieb. et Zucc.

Cephalotaxus drupacea Sieb. et Zucc.

Cupressacées.

Cupressus funebris Endl.

Cryptomena japonica Don.

Frenela australis Mirb.

Taxodiacées.

Taxodium sempervirens Rich., *Taxodium distichum*
Rich.

Sequoia gigantea Endl.

Ginkgoacées.

Ginkgo biloba.

Cycadacées.

Cycas revoluta, *Encephalartos Lehmanni*, *E. horridus*,
Ceratozamia robusta.

Ephedracées.

Ephedra altissima Desf.

Tumbacées.

Welwitschia mirabilis.

En résumé, ce tissu subéreux profond existant chez toutes les Abiétacées et manquant chez toutes les autres Gymnospermes examinées, nous pensons que c'est un caractère anatomique nouveau de cette famille.

POSSIBILITÉ DE L'EXISTENCE D'UNE GAINÉ SUBÉREUSE CHEZ LES CORDAÏTALES. — M^{lle} le docteur Suzanne Leclercq a trouvé dans les feuilles des Cordaïtales, Cupressinées fossiles, une épaisse couche de plusieurs assises de bois centripète, séparée du bois primaire par une grande lacune. Elle désigne, ainsi que tous les auteurs, cette formation sous le nom de bois inverse ou centripète.

Or, l'analogie de cette disposition avec celle de la feuille du Pin maritime est frappante.

Elle l'est encore davantage si l'on réfléchit que peut-être ce tissu était *subérifié*.

La chose est évidemment loin d'être certaine, et nous nous gardons bien de l'affirmer. Cependant, nous ne pouvons, en présence de cette structure, nous empêcher de songer à cette phrase du professeur C. Bertrand, citée par M. Ch. Bernard dans le *Bois centripète dans les bractées et les écailles des Conifères* (*Beihefte für botanische Centralblatt*, 1907, p. 241) : « Il existe chez les plantes fossiles des gaines subéreuses portant toutes les ornements du bois... »

Ne serait-ce pas aux Cordaïtales que l'auteur ferait allusion (1) ?

Nous serions, nous l'avouons, très porté à le penser. Il y aurait là une bien curieuse analogie de structure entre les Pins et les Cordaïtales.

(1) Par quel moyen Bertrand avait-il pu identifier la subérine dans un tissu de plante fossile, c'est-à-dire entièrement minéralisé ? Ceci est difficile à préciser. Cependant on peut concevoir que Bertrand avait dû voir, pour porter une pareille affirmation, le revêtement sur la face interne des membranes et peut-être partiellement détaché de ces membranes. Un tel caractère était nettement suffisant pour affirmer que le revêtement était subérifié.

IX. — Comparaison des divers types de feuilles.

En résumé, nous venons de le voir, le Pin maritime ne possède pas moins de sept formes de feuilles végétatives, dont trois en écaille, trois en aiguille et la septième d'une forme intermédiaire entre l'aiguille et l'écaille.

Les feuilles fasciculées, qui sont de beaucoup les plus développées et les plus importantes au point de vue physiologique, sont loin d'être les plus nombreuses sur l'arbre adulte, puisque chaque paire de feuilles fasciculées est entourée à sa base par une quinzaine d'écailles foliacées et d'autant de contre-écailles membraneuses.

Les mutilations des branches adultes ont pour résultat, en supprimant un certain nombre de bourgeons, de mettre à la disposition de ceux qui restent des matériaux de développement bien plus abondants qu'à l'ordinaire.

Dans ces conditions, comme Van Tieghem le prévoyait, la forme en aiguilles paires n'apparaît pas tout d'abord sur le rameau de remplacement : ce sont des écailles vertes éparses qu'il porte ; est-ce là une confirmation de cette vue si originale de Van Tieghem, suivant laquelle les primordiales seraient les vraies feuilles « normales » des Pins ? Tandis que les feuilles en aiguilles groupées sur le sommet des rameaux courts seraient des formes anormales quoique « naturelles » (c'est à-dire habituelles) et ayant pris leur développement, excessif selon lui, par suite de l'arrêt de croissance du rameau qui les porte ?

Nous ne le croyons pas. Si même, comme le pensait Van Tieghem, en fournissant à un jeune pin un milieu nutritif suffisamment riche, on parvenait à retarder indéfiniment sa « caractérisation » (c'est-à-dire l'apparition des feuilles fasciculées et la disparition des feuilles éparses primordiales), cela prouverait-il que les feuilles fasciculées sont anormales ? Nullement, car les conditions dans lesquelles on aurait placé un tel sujet seraient certainement très différentes des conditions normales.

On a d'ailleurs vu qu'en répétant convenablement les mutilations, on peut faire allonger, épaissir et verdifier les écailles basilaires, qui tendent ainsi réellement vers la forme aiguille, et l'on trouve dans le bouquet qui se développe en pareil cas la série la plus graduée qui, partant de l'écaille, tend réellement vers l'aiguille. *Ce serait donc bien la forme aiguille qui serait à la fois normale et naturelle*, puisque, lorsque la richesse nutritive est suffisante, c'est elle qui s'établit. Ces aiguilles éparses ressemblent par leur disposition aux feuilles primordiales, mais elles en diffèrent beaucoup par la structure : les primordiales, elles, ne reparaissent vraiment jamais.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

1. Le Pin maritime possède sept sortes de feuilles en dehors des feuilles reproductrices. Trois de ces formes sont du type aiguille, trois du type écaille, et une est intermédiaire entre les deux types précédents.

2. La forme en aiguilles fasciculées portées par paires sur des rameaux courts, la plus importante au point de vue physiologique, se constitue parce que la croissance des rameaux est arrêtée, ce qui est le cas général. Par des mutilations, on peut provoquer la croissance des rameaux qui, d'ordinaire, restent courts. Alors des écailles vertes isolées apparaissent sur ces rameaux de remplacement ; si les mutilations sont répétées, on peut avoir des écailles très longues, vertes, disposées en bouquet, montrant le passage très net de l'écaille à l'aiguille.

3. La structure des feuilles fasciculées montre quelques faits nouveaux et en précise d'autres discutés jusqu'ici ; ce sont les suivants :

- a) Le tissu chlorophyllien est formé de cellules digitées, à ramifications soudées, ce qui donne à ce tissu une apparence faussement massive, alors qu'il est très lacuneux ;

- b)* L'endoderme a ses membranes radiales lignifiées, mais non subérifiées ;
 - c)* Le tissu de transfusion est bien à lignification centrifuge et il peut être considéré comme analogue au bois centrifuge des Cycadées ;
 - d)* Une lacune existe à la pointe du bois primaire ;
 - e)* Autour de chacun des deux faisceaux libéro-ligneux existe une gaine de tissu subérifié dont les cellules contiennent des cristaux d'oxalate de calcium ; cette gaine est incomplète et d'inégale épaisseur. Elle présente sa plus grande épaisseur en dedans du bois primaire et est interrompue par endroits en dehors du liber. Entre les deux faisceaux, les deux gaines propres à chacun d'eux viennent se réunir et occupent tout l'intervalle qui les sépare ;
 - f)* Ce tissu subérifié profond existe chez tous les Pins examinés et dans tous les genres de la famille des Abiétacées (Picea, Sapin, Cèdre, Tsuga, Mélèze). C'est vraisemblablement un nouveau caractère anatomique de cette famille.
-

DEUXIÈME PARTIE

Évolution de l'amidon dans les feuilles fasciculées du Pin maritime.

HISTORIQUE DES TRAVAUX PUBLIÉS SUR L'AMYLOGENÈSE

Recherches cytologiques.

Si depuis Schimper (1883), Belzung (1887), Mer (1898), d'Arbaumont (1901), tous les biologistes sont unanimes à reconnaître que l'amidon apparaît exclusivement dans les *plastés*, par contre, l'origine de ces plastés a été très discutée et l'est même encore.

Pour quelques-uns, ils proviennent de l'évolution de petits corpuscules existant dans le cytoplasma des cellules dès leur plus jeune âge, les *mitochondries* ; pour les plus nombreux — Guilliermond, P.-A. Dangeard, Mèves, Embarger, Sapehin et Scherrer, Mangenot, R. Combes — les plastés ne proviennent jamais du développement des *mitochondries*, dont le rôle est tout à fait problématique.

La confusion qui avait fait attribuer aux *mitochondries*, il n'y a pas longtemps, une action sécrétrice importante provient de ce que, à l'origine, plastés et *mitochondries* se ressemblent à tel point qu'on les a pris les uns pour les autres ; ils ont, en effet, la même forme, la même taille, les mêmes réactifs colorants. Bien plus, à ce stade précoce, plastés et *mitochondries* ne peuvent être distingués des jeunes vacuoles où s'élaboreront les produits liquides de sécrétion.

En somme, dans la très jeune cellule, le *chondriome* (ensemble des mitochondries), le *plastidome* (ensemble des plastes) et le *vacuome* (ensemble des vacuoles) se présentent sous le même aspect ; ce n'est que plus tard qu'ils se distinguent nettement. Et on a pu reconnaître ainsi que les mitochondries ne jouent aucun rôle dans l'élaboration de l'amidon, *qui est le fait exclusif des plastes*.

Recherches physiologiques.

Un grand nombre de recherches ont eu pour objet l'action sur l'amylogénèse des substances dissoutes dans l'eau donnée à la plante.

Bohm (1877) découvre que de jeunes plants de haricots ayant épuisé, par un séjour suffisant à l'obscurité toute leur réserve d'amidon, en reforment dans leurs feuilles lorsqu'on leur fournit un éclaircissement suffisant et une solution de sucre.

Meyer (1886) obtient le même résultat avec des feuilles posées dans l'obscurité sur des solutions dans l'eau de glucose, saccharose pour la plupart des plantes étudiées, mannite pour les Oléacées, dulcité pour le fusain, glycérine pour quelques autres.

Émile Laurent (1888) étudie à ce point de vue plus de cinquante substances ; il les fait absorber à des tiges de pomme de terre purgées d'amidon par un séjour prolongé à l'obscurité ; il reconnaît que l'amidon ne s'y reforme que lorsque les substances essayées sont les sucres.

La même année, Hamilton Acton constate, entre autres résultats, que l'action produite est différente selon que la substance est offerte à la section de la tige, aux racines, ou à la surface des feuilles. Par exemple, l'amidon soluble donne de l'amidon s'il est fourni directement aux feuilles et n'en donne pas s'il est offert aux racines. Mais, en général, il y a formation d'amidon, notamment dans les feuilles de branches coupées, alimentées par leur section avec du glucose, du saccharose, de la glycérine ou de l'inuline.

•

En 1898, Jules Laurent constate la formation d'amidon au bout de cinq ou six heures au soleil dans les feuilles de mercuriale, de senecion, de haricot, de grand soleil, de capucine, de mauve à feuilles rondes, de lierre terrestre, si la température est de 20 à 25 degrés et si les racines baignent dans une solution de glucose. Il observe les mêmes résultats en arrosant la terre des pots où sont plantés du lierre terrestre, des soucis des champs, des mauves à feuilles rondes. *C'est dans les cellules stomatiques que l'amidon apparaît tout d'abord.*

Dans un nouveau travail paru en 1904, J. Laurent signale l'extrême abondance de l'amidon dans des cultures de pois (tige et racine) maintenues dans l'obscurité et alimentées par glucose ou glycérine pendant trois semaines; la glycérine semblerait plus favorable que le glucose.

M. Marin Molliard (1904) étudie de jeunes plantes cultivées aseptiquement sur gélose avec solution de Knop additionnée de glucose ou de saccharose. La teneur en acide carbonique de l'atmosphère entourant les sujets était augmentée par la fermeture des tubes de culture. Les résultats pour oignon, ipomée, radis, cresson sont que l'amidon bourre les cellules des feuilles dans les cultures sur glucose, surtout en atmosphère confinée. C'est alors le tissu lacuneux du limbe qui se munit surtout d'amidon. D'autres résultats très importants (tubérisation des racines notamment) sont obtenus en même temps par M. Molliard, mais n'intéressent pas directement notre sujet.

M. Maige a publié récemment (1927) de nombreux et importants travaux sur l'amylogenèse et l'amylolyse, spécialement dans les feuilles. Sa conclusion est que « l'action amylogène et l'action amylolytique constituent deux phénomènes distincts dans leur origine et dans leur cause : la première est produite par le plaste et si elle est due à un agent catalytique, cet agent est sécrété par le stroma de ce dernier; la seconde est le fait de l'amyrase qui est sécrétée par le cytoplasma non plastidal et dont l'action dissolvante s'exerce à travers l'écorce plastidale pendant l'hydrolyse ».

En outre, M. Maige, étudiant l'action des sucres dans l'amylogénèse et l'amylolyse, arrive à la conclusion importante que voici : les sucres, loin d'augmenter comme on l'aurait cru l'amylogénèse, agissent en entravant la sécrétion des diastases amylolytiques par le cytoplasma ; le résultat tangible est bien le même, mais le mécanisme intime du phénomène est tout à fait différent, et montre l'importance, à laquelle on ne songe pas toujours, des faits d'inhibition.

Rapport de la formation de l'amidon avec sa constitution physico-chimique.

La *constitution physico-chimique* de l'amidon a fait l'objet de travaux très nombreux ; Maquenne, Maquenne et Demoussy, M^{me} Gatin-Gruzewska, Ambard, Meliton Philia, Malfitano, pour ne citer que les plus récents, sont arrivés, par des méthodes très différentes, telles que l'action des agents chimiques, celle des diastases, celle du courant électrique (ou électrolyse) à des résultats très concordants qui peuvent se résumer ainsi :

1. Il y a, en réalité, dans le grain d'amidon plusieurs substances peut-être isomères, peut-être polymères ;

2. Ces substances diffèrent par leur solubilité dans l'eau, par l'action qu'exercent sur elles les diastases, par leurs colorations sous l'action de l'iode.

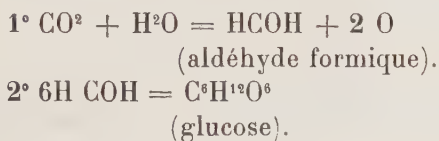
Les deux principales de ces substances sont l'amylose, soluble dans l'eau, et l'amylopectine insoluble dans l'eau, véritable colloïde.

En outre, Ambard a montré que l'amidon cru fixe la totalité de l'amylase du liquide avec lequel on l'agite ; et ceci avec une telle énergie que la « défixation » ne peut être obtenue.

Tous ces travaux extrêmement importants pour la biologie et la chimie en général, n'offrent avec notre sujet qu'un rapport indirect, aussi nous bornons-nous à ce qui précède.

Réactions chimiques expliquant l'amylogenèse. — Sachs, Baeyer, Kékulé, Boussingault, et bien d'autres savants, ont cherché à rattacher chimiquement l'amidon à l'anhydride carbonique qui se montre indispensable à sa production.

Voici les réactions schématiques qui ont été proposées par Baeyer :



La présence de l'aldéhyde formique n'a jamais été jusqu'ici, il est vrai, décelée dans la cellule vivante, mais Bokorny a pu alimenter des lentilles d'eau avec un corps voisin, le méthylal.

A. et G. Nicolas, depuis 1922, ont publié de très nombreuses et intéressantes recherches sur l'assimilation de l'aldéhyde formique et de l'hexaméthylènetétramine par les plantes; ils emploient des solutions très diluées et obtiennent la formation d'amidon dans les tissus.

Tout récemment, L. Marrassé (1929) a repris ces expériences et vérifié les résultats précédents sur les plantules de haricot privées d'amidon par un séjour suffisant à l'obscurité. Il observe au bout de cinq jours la formation d'amidon dans les plastes, avec des solutions de 0 gr. 2 par litre d'hexaméthylènetétramine et de 0 gr. 16 par litre d'aldéhyde formique. L'hexaméthylènetétramine par hydrolyse se dissocie très facilement en ammoniacque et aldéhyde formique; c'est ce dernier qui est l'élément actif dans toutes ces expériences; c'est donc bien un aliment.

Les résultats contraires qu'avaient précédemment obtenus pour ce corps d'autres auteurs, notamment Mazé et Perrier (1904), sur le maïs, le lilas, la clématite des haies, le troène proviennent très probablement de ce qu'ils employaient des solutions trop concentrées.

Les recherches qui précèdent ont pour objet l'étude des conditions de milieu dans lesquelles l'amidon apparaît dans les feuilles, recherches conduites par les méthodes synthétiques ou des cultures. Celles qui vont suivre ont été poursuivies par les procédés de l'analyse quantitative, et elles ont permis d'évaluer en poids les quantités d'amidon élaborées en même temps que les autres hydrates de carbone.

Variations saisonnières et journalières du contenu amylicé des feuilles.

Ces variations ont été observées depuis très longtemps.

Parmi les travaux récents ayant traité des variations de l'amidon dans les feuilles, citons les suivants :

Leclercq du Sablon (1902) étudie les variations aux diverses saisons, des matières de réserve de certains arbres, dans leur racine, leur tige, leurs feuilles; ce n'est qu'accessoirement qu'il s'occupe de l'amidon qui est dosé en même temps que les autres hydrates de carbone transformables en glucose avec le glucose lui-même existant dans la plante.

Les opérations subies par les feuilles sont les suivantes :

1^o Dessiccation à l'étuve après broyage;

2^o Épuisement méthodique par l'éther anhydre de la poudre obtenue par l'opération précédente, d'où l'on enlève ainsi ensemble les matières grasses et les essences;

3^o Dissolution d'une partie du résidu dans l'eau distillée et dosage du glucose contenu dans la solution par la liqueur de Fehling;

4^o Saccharification par l'eau acidulée d'une autre portion du même résidu préalablement mise à part; second dosage à la liqueur de Fehling; par différence, on a le poids de glucose provenant des autres hydrates de carbone contenus dans la feuille, et en particulier de l'amidon.

Les résultats ainsi obtenus confirment ceux des recherches qualitatives déjà citées, en ce qui concerne la variation de l'amidon.

E. Michel Durand (1917) étudie les variations des hydrates de carbone spécialement dans les feuilles, par une méthode analogue. Deux des plantes qu'il a choisies sont à feuillage persistant : le lierre et le laurier-cerise ; c'est ce qui lui a permis de suivre les variations des hydrates de carbone pendant l'hiver, et de constater que l'amidon manque depuis l'automne jusqu'au printemps. Pour le reste de l'année, les résultats des recherches de cet auteur sont conformes aux précédents.

Lubimenko (1905) a opéré à un tout autre point de vue.

Il fait varier l'intensité d'éclairement que reçoivent des feuilles vertes en les plaçant à des distances différentes d'une source lumineuse réglable dans une chambre noire.

L'activité de l'assimilation est mesurée au moyen de l'oxygène dégagé pendant ce temps par les feuilles placées dans des éprouvettes remplies d'eau additionnée d'eau de Seltz. L'une des feuilles ainsi étudiées est précisément celle d'un pin. M. Lubimenko conclut que cet arbre est « ombrophobe » et que c'est à une intensité d'éclairement égale à la pleine lumière de l'été que son feuillage assimile le mieux. En outre, cet auteur constate que la quantité de CO_2 dégagée varie proportionnellement à la quantité d'énergie lumineuse absorbée ; l'expérience n'a pas été poussée jusqu'au dosage des hydrates de carbone élaborés pendant le même temps.

Enfin, F.-J. Lewis et G.-M. Tuttle (1923) ont étudié, par la mesure de la pression osmotique du suc cellulaire, les variations saisonnières de l'organisation des cellules des feuilles du *Picea canadensis* (Mill). Ils ont ainsi reconnu au printemps une *variation très brusque* de cette pression : elle fléchit soudainement de 20 à 16 atmosphères. La température n'aurait aucune action sur ce phénomène qui peut se produire (d'après les auteurs) à n'importe quelle tem-

pérature comprise entre — 14 et + 32 Farenheit. La variation chimique des pigments et la réorganisation des chloroplastes auraient aussi bien lieu à l'obscurité qu'à la lumière.

Le premier de ces trois résultats est entièrement confirmé par nos recherches, comme on le verra dans la troisième partie de notre travail.

Méthode et technique des présentes recherches.

Les commodités d'ordre pratique déjà signalées n'auraient pas suffi à nous faire choisir la feuille du Pin maritime pour sujet de notre étude si d'autres raisons ne nous avaient déterminé, d'ordre purement théorique celles-ci.

Tout d'abord, la classe à laquelle appartient le Pin, les Gymnospermes, par sa position intermédiaire entre les Cryptogames vasculaires et les Angiospermes, mérite certainement que l'on y étudie si une substance de réserve qui leur est commune, telle que l'amidon, subit chez ces plantes de semblables modifications.

Ensuite, la disposition des feuilles fasciculées, par paires aussi identiques que possible entre elles anatomiquement et physiologiquement, est un précieux avantage pour l'observation et l'expérimentation, puisqu'il permet d'avoir un sujet de variation et un témoin non variant tout à fait comparables.

Nous choisissons, par exemple, deux feuilles de la même paire; l'une est immédiatement cueillie et l'autre d'abord soumise à l'influence à étudier, puis cueillie à son tour. L'expérience a montré que le fait d'enlever une des feuilles d'un couple ou l'un des couples de feuilles d'une même branche n'influe pas sur les feuilles qui restent.

Dans tous les cas, les feuilles sont plongées aussitôt cueillies dans l'alcool à 90 degrés ou le formol à 4 p. 100 dans l'eau. La comparaison se fait au moyen de coupes minces pratiquées au même niveau dans la feuille ayant varié et dans sa jumelle ayant servi de témoin.

La coloration de l'amidon, seule substance étudiée dans cette partie de notre travail, est obtenue par deux méthodes :

1° La méthode directe consistant à examiner les coupes dans la glycérine iodée qui colore les grains d'amidon en bleu ;

2° La méthode indirecte, consistant à plonger les coupes dans une solution à 5 p. 100 de potasse dans l'eau qui gonfle le plaste, puis dans l'acide acétique cristallisable qui le durcit, ainsi que le noyau amyloacé qu'il contient, et enfin dans la glycérine iodée qui bleuit ledit noyau. Ce procédé indirect a le grand avantage de dévoiler l'existence de grains si ténus que la méthode directe les laisserait entièrement invisibles, car, outre leur petitesse, ils sont protégés contre l'action de l'iode par toute l'épaisseur du plaste qui les enrobe.

VARIATIONS NATURELLES

Feuilles âgées de moins de 1 an.

Siège de l'apparition de l'amidon. — En général, pendant toute leur première année, les feuilles contiennent peu d'amidon dans les cellules vivantes de leur périderme, et pas du tout dans leur tissu chlorophyllien.

Dans les années favorables cependant, vers juin-juillet, dans les cellules les plus profondes de ce dernier tissu, il apparaît quelques grains dans les chloroplastes, mais ils restent petits, quoique visibles par la méthode directe.

Dans tous les cas, l'apparition suit une marche très constante.

1° *Les premiers grains apparaissent toujours dans les cellules vivantes du périderme qui bordent extérieurement le liber, qui ne contiennent pas de cristaux d'oxalate de calcium et ne possèdent pas de revêtement interne de subérine.*

Les cellules de la même rangée qui possèdent cette double particularité ne renferment jamais d'amidon.

Le fait est d'autant plus frappant que les cellules subérifiées sont de beaucoup les plus nombreuses; les cellules sans subérine ni oxalate qui possèdent de l'amidon sont rares et disséminées; la coloration d'une même coupe, successivement au Soudan III et à la glycérine iodée, montre ce fait d'une manière très nette et précise.

On repère à la chambre claire les cellules non subérifiées ni oxalifères sur la coupe colorée au Soudan III; on ajoute alors 1 goutte de glycérine iodée à la préparation; on constate que seules les cellules bordant extérieurement le liber et ne possédant ni subérine, ni oxalate, ont leur contenu coloré en bleu.

Les cellules formant les ailes extérieures des plages libériennes et dites « à gros noyau » sont aussi des premières à contenir de l'amidon; elles sont contiguës aux précédentes.

Un peu plus tard, l'amidon apparaît dans les cellules qui touchent extérieurement les assises précitées; encore ici, le fait déjà signalé se dessine avec netteté : *seules contiennent de l'amidon les cellules qui ne possèdent pas de revêtement interne de subérine ni de cristaux d'oxalate de calcium.*

Phases de l'apparition de l'amidon dans la cellule. — L'apparition se fait toujours en deux temps. D'abord, les plastes augmentent de volume et s'éloignent de la membrane où ils étaient primitivement appliqués. A ce moment, l'iode les colore en jaune, mais la méthode indirecte fait apparaître un point bleu au centre de chacun d'eux.

Plus tard, le granule amylacé, ayant grossi, apparaît directement par l'iode sous forme d'un gros point bleu entouré d'un liséré jaune formé par le stroma protéique du plaste.

Progression de l'amidon dans la feuille. — L'apparition de l'amidon dans les plastes se fait ainsi dans des cellules vivantes occupant des positions de plus en plus voisines de

l'endoderme. Ces cellules se distinguent très aisément des cellules mortes qui les entourent et qui, naturellement, ne contiennent pas d'amidon parce que : 1° leur membrane est convexe vers l'extérieur; 2° elle est pectosique; 3° elle n'a pas de ponctuations aréolées. Ensuite, l'amidon apparaît dans l'endoderme lui-même. Enfin il se montre dans les assises les plus profondes du tissu chlorophyllien; ce dernier fait ne se voit que dans les années favorables en juillet, alors que les jeunes feuilles ont atteint une dizaine de centimètres de longueur sur les branches où la longueur des feuilles adultes normales est de 20 centimètres. Ici encore, une semaine avant d'apparaître par la méthode directe, les grains d'amidon peuvent apparaître par la méthode indirecte, mais pas toujours cependant. A la fin de l'été, les grains d'amidon ainsi apparus se voient dans toutes les cellules de l'assise la plus profonde du parenchyme chlorophyllien, mais les assises périphériques en sont entièrement dépourvues. A ce moment, les grains sont petits, distants les uns des autres aussi bien dans le périodesme que dans le tissu chlorophyllien, mais les premiers sont ovales, tandis que les seconds sont sphériques. A cette période apparaît nettement par le Soudan III et l'iode le fait que le *tissu subérifié interne de la feuille jeune est totalement dépourvu d'amidon et non d'oléorésine, tandis que les autres cellules contiennent ces deux substances.*

L'apparition ayant ainsi progressé en section dans le sens *centrifuge* s'est propagée dans la longueur en direction *basifuge*, c'est-à-dire que l'amidon apparu tout d'abord dans les tissus de la base ne se trouve vers la pointe que plus tard.

Régression de l'amidon. — A la fin de septembre ou au début d'octobre commence la régression; elle est beaucoup plus rapide que l'apparition. Alors que l'apparition se poursuit pendant une quinzaine de jours, la disparition est complète en moins d'une semaine.

Le sens de la résorption est exactement l'inverse de celui de l'apparition.

Les dernières cellules où l'amidon se voit sont celles où il avait apparu tout d'abord, c'est-à-dire celles de la bordure externe du liber, non revêtues intérieurement de subérine, et les cellules à gros noyaux.

Dans la régression, il ne nous a pas été possible de voir les deux temps marqués dans l'apparition : première période où l'amidon n'apparaît plus par le procédé indirect et deuxième période où le procédé indirect n'a plus d'action ; *dès que la disparition est apparente, elle est réelle chez les feuilles âgées de moins de 1 an.*

En résumé, pendant la première saison de leur vie, les jeunes feuilles ne contiennent d'amidon que tardivement et peu, dans leurs assises les plus profondes, et pas du tout dans leurs assises les plus extérieures.

Ceci est en relation avec le fait que ces feuilles sont encore en pleine croissance ; d'ordinaire, les organes n'ayant pas terminé leur croissance ne contiennent pas d'amidon ou en contiennent très peu.

Le cas des jeunes feuilles du Pin maritime est donc conforme à la règle générale, mais il montre une particularité intéressante : l'absence complète d'amidon dans le parenchyme subérifié pourtant vivant ; nous retrouverons ce fait chez les feuilles adultes avec une netteté encore plus frappante.

Notons que chez les feuilles âgées de moins de 1 an, on ne peut observer au point de vue de la teneur en amidon aucune différence sensible entre le commencement et la fin de la journée, même pendant l'été.

Feuilles âgées de plus de 1 an.

Pour ces feuilles, qui ont atteint leur maximum de croissance, les variations de l'amidon sont beaucoup plus compliquées que pour les feuilles jeunes.

Nous étudierons successivement la variation saisonnière et la variation journalière pendant l'été.

a) APPARITION PRINTANIÈRE. — *Siège de l'apparition printanière dans la feuille.* — L'amidon paraît en mars dans les feuilles âgées de plus d'un an.

Le siège et la marche de l'apparition y sont exactement les mêmes que dans les jeunes feuilles, c'est-à-dire que l'amidon progresse en sens nettement *centrifuge* en section et *basifuge* en longueur et ne se faisant jamais non plus dans les *cellules à revêtement de subérine*. Ici encore, l'apparition se fait en deux temps : le premier temps, où l'amidon apparaît par le procédé indirect ; le deuxième temps, où le procédé direct suffit ; et la progression est aussi centrifuge et basifuge.

Mais les phases de l'apparition dans une même cellule, quoique se succédant très vite — en trois ou quatre jours l'amidon a envahi tous les tissus — présentent quelques particularités méritant mention.

Phases de l'apparition printanière dans les cellules. — Avant le premier temps, au moment où le procédé indirect montre que l'amidon n'est pas encore apparu dans les plantes, le contenu cellulaire devient très abondant, visqueux, et d'une réfringence spéciale ; il déborde littéralement des cellules, sur les coupes transverses, sous forme de masses fluides, d'aspect granuleux (Fig. XXVII, 2, p. 118, s. e.) ; l'iode les colore en brun clair, comme tout le reste du contenu cellulaire, l'alcool même étendu le dissout très vite ; le sulfate de bleu de Nil colore ce contenu visqueux en un bleu quelque peu différent du reste du cytoplasma, mais la différence n'est pas très nette. *Il y a donc à ce moment dans la cellule, à l'état, semble-t-il, de très fines gouttelettes formant une sorte d'émulsion pâteuse d'aspect granuleux, réfringent, une substance très soluble dans l'alcool et colorable par le Soudan III.*

Le Soudan III ne peut colorer ces masses qu'en jaune orangé, parce que ce réactif est en dissolution dans l'alcool. Aussi ne peut-on laisser les coupes dans le Soudan III que quelques secondes à peine ; si on les laisse trop longtemps,

ces contenus visqueux sont entièrement dissous; si on opère vite, ces masses ont fortement diminué de volume, mais ce qui en reste a pris la même teinte (jaune et non rouge pour un contact si bref avec le réactif) que les membranes cutinisées et subérifiées.

Nous ne sommes pas éloigné de penser que cette substance si abondante, mais malheureusement si fugace, pourrait bien être la substance mère des oléorésines dont l'existence a été prévue chimiquement par M. le professeur Dupont, $C^{10}H^{16}O$ (V. p. 117).

La preuve que cette substance pâteuse est très fugace est que la phase où elle apparaît dans les cellules dure extrêmement peu, une journée à peine; aussitôt après, elle n'apparaît plus et l'amidon commence à gonfler les plastes; un jour plus tard, il apparaît par la coloration directe dans les cellules.

Nous avons reconnu cette substance pâteuse aussi bien dans les cellules à gros noyau (Fig. XXVII, 1) que dans les cellules vivantes du périderme (Fig. XXVII, 4), dans celles de l'endoderme (Fig. XXVII, 3) et dans celles du tissu chlorophyllien (Fig. XXVII, 2).

L'invasion des tissus par l'amidon suit donc de très près la phase pâteuse; elle se propage en une ou deux journées dans tous les tissus en direction centrifuge.

Cellules où l'amidon n'apparaît jamais. — Seules, dans la profondeur, restent dépourvues d'amidon les cellules mortes, lignifiées, aréolées, les cellules à revêtement de subérine qui forment la bordure extérieure du liber et l'intervalle des deux faisceaux libéro-ligneux. Ici, apparaît une particularité qui n'avait pas été visible sur les feuilles moins âgées; çà et là, dans le massif subérifié interfasciculaire, il arrive qu'une cellule soit dépourvue de subérine; alors dans cette cellule, et rien que dans celle-là, il y a des grains d'amidon. Mais les autres, qui cependant sont bien vivantes, comme on le verra plus loin, n'en renferment jamais.

Enfin, dans l'épiderme, il n'y a jamais un seul grain d'amidon, sauf dans les cellules stomatiques exclusivement.

Et il n'y en a pas non plus dans l'hypoderme. Ainsi apparus dans le péridesme et le tissu chlorophyllien, les grains d'amidon augmentent de volume; dans le péridesme et l'endoderme, ils deviennent elliptiques avec un hile en forme de petite fente rectiligne, tandis qu'ils sont sphériques à hile punctiforme dans le tissu chlorophyllien (Fig. XXIX, A, p. 121).

On en trouve ainsi dans toutes les cellules du tissu chlorophyllien, sauf celles des assises les plus extérieures qui peuvent en manquer. Cet amidon augmente jusqu'en mai ou juin, époque du maximum de printemps qui dure jusqu'au moment où, la floraison achevée, les pousses s'allongent beaucoup; alors l'amidon se résorbe dans les feuilles adultes, qui vers le milieu de juin ou au début de juillet, apparaissent à peu près avec le même aspect qu'au début du printemps. C'est le minimum d'été; cet état se prolonge jusqu'à ce que les jeunes feuilles commenceront à produire plus d'hydrates de carbone qu'elles n'en consomment pour leur croissance, c'est à-dire vers la mi-juillet; alors l'amidon apparaît, comme on l'a vu, dans ces jeunes feuilles. A ce moment, l'amidon des feuilles adultes augmente plus rapidement qu'il ne l'avait fait au printemps, et envahit toutes les cellules où il s'était déjà montré, mais cette fois-ci il les remplit entièrement, et, de plus, il envahit en outre les rangées les plus périphériques du parenchyme chlorophyllien où il n'était pas apparu au printemps; *mais il n'y en a jamais ni dans l'hypoderme, ni dans l'épiderme.*

b) MAXIMUM D'ÉTÉ. — Nous sommes en ce moment à l'époque du deuxième maximum ou *maximum d'été*; l'amidon est plus abondant qu'il ne l'a jamais été dans les feuilles, *il remplit chaque soir toutes les cellules de tous les tissus, sauf l'épiderme, l'hypoderme et le tissu subéreux profond. Dans les tissus contenant de l'amidon, par contre, l'oléorésine est à son minimum. Et il est constant que les cellules profondes du tissu chlorophyllien en sont entièrement dépourvues* (Fig. XXVIII, p. 119).

C'est à cette époque que s'observent les *variations jour-*

nalières dans le contenu des cellules du tissu chlorophyllien, qui seront décrites un peu plus loin (V. p. 97).

La date à laquelle ce maximum d'été se produit est modifiée dans une grande mesure par l'état général de la plante, autant que par les conditions météorologiques.

Toute cause qui retarde la croissance retarde le maximum d'été; il peut même se faire que ce retard soit si prolongé que l'automne arrive et que la régression commence avant que ce deuxième maximum ait été atteint. Le graphique qui représenterait la variation n'aurait pas de deuxième palier dans ce cas, mais ferait un coude brusque qui, de ligne montante, le rendrait ligne descendante.

Régression automnale. — Vers le milieu d'octobre, ou un peu plus tôt si la saison est froide, la régression commence; elle suit exactement l'ordre inverse des phases de l'apparition printanière, sauf la phase pâteuse qui ne se produit pas.

C'est à l'extérieur que l'amidon disparaît tout d'abord; c'est dans les cellules bordant le liber que se voient les derniers grains.

Au début de novembre, au plus tard, il n'en existe plus, la méthode indirecte n'en montre plus trace.

Quant aux gouttelettes oléorésineuses, elles existent en ce moment en abondance dans toutes les cellules.

En résumé, on constate les phases suivantes :

Février à fin avril : apparition et croissance de l'amidon;

1^{er} au 15 mai : premier maximum (de printemps);

15 mai, début juin : décroissance;

Début juin, mi-juin : minimum d'été;

Mi-juin, début juillet : nouvelle croissance;

Début juillet, début septembre : deuxième maximum (d'été);

Mi-septembre, mi-octobre : diminution jusqu'à disparition.

Le phénomène comporte donc : une augmentation prin-

tanière jusqu'à un premier maximum et une régression automnale à partir d'un deuxième maximum plus élevé que le premier ; et, entre ces deux maxima, un minimum correspondant à l'activité la plus grande de la pousse, séparant la phase de diminution de la deuxième phase d'augmentation.

L'apparition printanière de l'amidon dans les feuilles de 1 an du Pin maritime est dans le péridesme, précoce, centrifuge, basifuge ; dans le tissu chlorophyllien, tardive, centrifuge, peu nettement basifuge.

Dans chaque cellule, les phases de la régression sont les mêmes, mais en ordre inverse, que celles de l'apparition, sauf la phase pâteuse qui n'existe pas.

Dans le tissu chlorophyllien, les chloroplastes se sont dégonflés, ont cessé de remplir la cavité cellulaire ; autour du granule amylacé central, coloré en bleu par l'iode, un cercle jaune est apparu : c'est la périphérie de la substance protéique du plaste dépourvue maintenant d'amidon ; le noyau amylacé finit par ne plus être qu'un point bleu au centre du plaste qui a repris ses dimensions hivernales ; ce point bleu ensuite a lui-même disparu, et il a fallu le procédé indirect pour le déceler ; enfin, par ce procédé même, aucune trace d'amidon n'a plus été visible dans le chloroplaste. Et cette série de phases régressives a pu être observée d'abord dans les assises les plus externes, puis de plus en plus profondes jusqu'au contact de l'endoderme ; ceci atteint, c'est-à-dire le tissu chlorophyllien complètement vidé d'amidon, le péridesme en contient encore.

Dans le péridesme, les grains d'amidon ont diminué de volume et se rapprochent des parois où ils se collent avant leur disparition définitive.

En résumé, *la régression automnale se fait très exactement en sens inverse de l'apparition printanière ; elle est plus rapide que cette dernière.*

c) VARIATION JOURNALIÈRE. — C'est à partir du moment où tout le tissu vert est envahi par l'amidon, c'est-à-dire vers

le milieu de juin en général, que le phénomène de la variation journalière est facile à constater et intéressant à observer.

Elle consiste en une diminution de l'amidon pendant la nuit et en une augmentation de cette même substance pendant le jour.

Une feuille adulte cueillie le soir, après une belle journée, à la fin de juin ou en juillet, montre son tissu chlorophyllien complètement envahi par l'amidon. Les chloroplastes des cellules de la face inférieure, dans l'assise la plus externe du tissu chlorophyllien, ont souvent leur noyau amyloacé moins gros; ceci tient sans doute à l'inégalité de l'éclairement; en lumière solaire directe, l'une des faces de la feuille est dans l'ombre quand l'autre est vivement éclairée; la feuille s'oriente, en général, par torsion de sa partie basilaire, de façon à présenter au moins une portion de sa face courbe au soleil. Toutes les cellules du parenchyme chlorophyllien contiennent de l'amidon en grains sphériques et en sont complètement remplies; de même, toutes les cellules vivantes du péri-desme contiennent des grains d'amidon ovoïdes, qui les remplissent entièrement aussi.

Le lendemain matin, une coupe faite au même niveau dans la feuille jumelle restée en place montre que l'amidon n'a pas subi de modification dans le péri-desme, mais qu'il a éprouvé une diminution très nette dans le tissu chlorophyllien. *La régression est surtout marquée dans l'assise la plus externe* (Fig. VII, B, c). Dans la partie convexe de la face inférieure, plusieurs cellules placées immédiatement sous l'hypoderme scléreux sont dépourvues d'amidon (au moins en apparence, dans la glycérine iodée). Toutes ces cellules étant réparties soit isolément, soit par groupe de deux ou trois, au milieu d'autres cellules non atteintes par la régression font, sur la coupe traitée par la glycérine iodée, des taches très frappantes. Nous avons remarqué que toujours ces groupes renferment des cellules sous-stomatiques. Il semble que souvent c'est dans ces

cellules que la disparition de l'amidon est la plus avancée, et que peut être c'est là qu'elle commence.

Dans la partie plate (face supérieure) de la feuille, la régression est beaucoup plus marquée que dans la partie convexe (face inférieure); toute l'assise périphérique paraît démunie d'amidon, exception faite pour les régions voisines des arêtes de la feuille. Toutefois, par la méthode indirecte, les grains d'amidon apparaissent au centre de tous les plastes, dans toutes les cellules, sauf dans les cellules sous-stomatiques qui, elles, n'en renferment réellement pas.

Comparaison et explication des variations naturelles. — Les variations saisonnières intéressent à la fois le tissu chlorophyllien et le périderme.

Les variations journalières s'effectuent seulement dans les assises extérieures du tissu chlorophyllien.

Comme on le verra plus loin, pendant les variations journalières, à la période voisine du maximum d'été, on peut constater dans ce tissu *un remarquable phénomène de balancement entre les matières oléorésineuses et l'amidon.*

Il est probable que la disparition automnale se fait à la fois par une résorption sur place et par une migration; la marche centripète et basifuge du phénomène en est l'indice, tandis que la résorption nocturne est une simple résorption sur place, et c'est ce qui permet sans doute de se manifester au balancement de l'amidon et des matières oléorésineuses.

Une autre remarque très générale qui s'applique à tous ces phénomènes de résorption de l'amidon, c'est qu'ils ne sont probablement pas produits par des diastases agissant dans le protoplasma à l'*extérieur* des plastes; jamais, en aucun cas, ces derniers n'apparaissent corrodés ou crénelés sur leurs bords; ils conservent, en diminuant de volume, un contour parfaitement arrondi comme une vessie élastique qui se dégonfle. Si une diastase agit, ce doit être dans l'intérieur des plastes, à la surface même du grain

d'amidon, ce qui s'explique par le phénomène d'Ambard (V. p. 84); de plus, comme l'a prouvé Maige, cette diastase sécrétée par le cytoplasma agit sur le grain d'amidon inclus dans le plaste, à *distance*, à travers l'écorce plastidale (V. p. 84).

Anomalies apparentes. — Enfin, avant de quitter ce phénomène de résorption, notons deux faits dont l'explication doit être indiquée :

L'amidon résulte certainement de la photosynthèse; ne pourrait-on pas être surpris que les cellules où la photosynthèse est de toute évidence la plus active, c'est-à-dire les plus extérieures, soient justement celles où l'amidon apparaît en dernier lieu?

Pareillement, dans la résorption, nocturne ou automnale, l'amidon qui se transforme en glucose est à coup sûr entraîné par la sève élaborée vers la tige. Ne pourrait-on pas s'attendre à ce que cette résorption se fasse par suite dans la profondeur, au voisinage immédiat du liber par où la sève élaborée sort de la feuille? Or, c'est tout l'opposé qui se voit; c'est justement cette région où l'amidon subsiste encore lorsqu'il a disparu partout ailleurs.

L'explication de ces faits consiste, selon nous, à considérer que toute cellule des tissus foliaires est, à chaque instant, le siège d'une double action formant équilibre labile :

1° D'une part, formation d'amidon dans les plastes chaque fois que le cytoplasma et le suc cellulaire contiennent, provenant de la photosynthèse, une proportion d'hydrates de carbone solubles supérieure à une certaine valeur constituant une sorte de « seuil », suivant le mot de Maige;

2° D'autre part, transformation de l'amidon des plastes en hydrates de carbone solubles lorsque le cytoplasma et le suc cellulaire contiennent, au contraire, une quantité d'hydrates de carbone solubles moindre que cette même valeur-seuil nécessaire à l'équilibre.

Dans ces conditions, la masse des cytoplasmes et des

sucs de toutes les cellules placées entre la surface et le liber *paratt* pendant le jour en état d'équilibre, parce que chaque cellule de cette région expédie autant de glucose vers le liber qu'il en reçoit des cellules voisines plus extérieures, et ceci est réalisé aussi vers l'intérieur jusqu'aux cellules bordant le liber.

Quant aux cellules les plus extérieures, elles ne sont en équilibre à leur plein d'amidon pendant le jour que parce qu'elles expédient vers le liber autant de glucose que la photosynthèse leur en fournit. La nuit il n'en est plus ainsi, puisque la migration du glucose vers le liber qui se poursuit n'est plus compensée par la photosynthèse qui a cessé. Ainsi s'explique que le siège de la résorption nocturne est non pas au contact du liber, mais bien au contraire au voisinage immédiat de la surface.

d) VARIATIONS ACCIDENTELLES. — *Orages*. — A la suite de soudaines perturbations dans les conditions extérieures provoquées par de violents orages en été, l'amidon subit de très brusques et amples résorptions, mais il reprend en quelques jours son aspect normal.

Dans chacun de ces cas, l'oléorésine subit des fluctuations nettement inverses; les cellules où l'amidon a disparu, et qui ne renferment que peu ou point d'oléorésine, en possèdent au contraire beaucoup après la résorption brusque de l'amidon.

Conditions météorologiques. — Un été exceptionnellement sec et chaud, tel que celui de 1928, entrave la croissance et retarde considérablement la date du deuxième maximum; la résorption automnale a commencé avant que ce deuxième maximum ait été atteint.

Mutilations. — On a vu, page 41, que les branches sectionnées entre avril et septembre développent les bourgeons terminaux des rameaux courts d'ordinaire dormants. Dans ces conditions, les feuilles de ces rameaux ne présentent d'amidon à aucun moment de l'été; la pousse le consomme au fur et à mesure de sa production.

Par contre, l'oléorésine ne cesse d'être abondante dans toutes leurs cellules vivantes.

Ceci montre que, même lorsque les conditions externes sont les plus favorables à la production de l'amidon, la prolongation de la croissance empêche cette production de se réaliser.

VARIATIONS EXPÉRIMENTALES

On sait avec quelle facilité l'amidon reparait en été au soleil dans les feuilles vertes, où un séjour convenable à l'obscurité l'avait fait disparaître préalablement.

On connaît aussi les beaux travaux de M. Molliard concernant les profondes modifications produites sur les plantes par l'alimentation sucrée ; l'une d'elles est l'abondante production d'amidon dans le parenchyme des feuilles, comme il a été dit plus haut.

Nous avons cherché à faire réapparaître l'amidon dans les feuilles du Pin maritime en hiver, lorsque, normalement, il y manque d'une façon complète, et en été, dans les feuilles qu'un long séjour à l'obscurité avait presque entièrement (mais non entièrement : la disparition totale en été ne peut être obtenue) privées de cet hydrate de carbone.

Les résultats ont été diamétralement opposés, suivant que nous avons opéré entre octobre et mars ou *vice versa*, bien que nos procédés aient été absolument les mêmes.

Nous avons opéré sur des jeunes pins en pots, sur des branches coupées, sur des feuilles détachées, dont chaque fois nous faisons plusieurs lots :

1° Un lot témoin restait exposé à la température extérieure ;

2° Un lot était placé à la température de 15 degrés dans la serre du Jardin public pour les pins en pots, au laboratoire pour les branches coupées ou les feuilles détachées, et alimenté par de l'eau courante ;

3° Un lot identique au précédent était alimenté par des solutions de glucose ou de saccharose à 5 p. 100, cette concentration ayant été choisie, après des expériences préalables, comme donnant les meilleurs résultats.

Ces expériences ont été faites pendant deux étés consécutifs (1909 et 1910) et un hiver (1909-1910). Elles ont été répétées avec les mêmes résultats les années 1920, 1921, 1922, 1923, 1927 et 1928.

a) EXPÉRIENCES D'HIVER. — Les profondes modifications de la structure résultant de la végétation à la lumière artificielle continue, nous ont, à cause des perturbations considérables dans la nutrition que les belles expériences de G. Bonnier ont établies, dissuadé de tenter l'étude de l'amylogénèse dans ces conditions. Nous avons toujours opéré à la lumière naturelle.

Plantes entières. — Trente jeunes Pins maritimes de 1 à 2 ans, transplantés en octobre 1909 dans des pots, ont été divisés en trois lots de dix; l'un des lots est resté sur les fenêtres du laboratoire, cours Pasteur; le deuxième a été placé au Jardin public, à l'extérieur des serres, et le troisième dans la serre froide (température moyenne de 15 degrés).

Dans chaque lot, quatre pots étaient quotidiennement arrosés d'eau de la ville, trois avec une solution de glucose à 5 p. 100 et les trois autres avec une solution de saccharose à 5 p. 100.

Dans aucun cas, l'amidon n'a apparu dans les feuilles d'octobre à fin janvier.

En mars, quatre pieds seulement ont survécu; ils faisaient tous quatre partie des lots placés en serre; deux avaient été constamment arrosés de glucose et les deux autres de saccharose.

Pour ces sujets survivants, dès le 27 janvier, l'amidon apparaît dans les rayons médullaires des faisceaux libéro-ligneux des feuilles. Les grains sont très petits, placés tout près de la membrane. Il disparaît très vite, la pousse dans ce cas étant très hâtive.

Ce n'est qu'un mois plus tard environ que l'amidon paraît dans les feuilles des jeunes pins de la lande.

En résumé, *dans la culture en serre à 15 degrés avec alimentation sucrée, l'amidon ne reparait pas avant la fin*

de l'hiver. A ce moment, l'apparition de l'amidon est très hâtive et sa disparition survient presque aussitôt. La phase amyliacée n'apparaît qu'à peine dans la feuille.

Branches coupées. — Nous n'avons vu l'amidon apparaître dans aucune des feuilles de branches coupées, baignant leur section dans des solutions de glucose ou de saccharose, bien que nous ayons fait varier la concentration des solutions, la température et l'éclairement dans de grandes proportions.

Feuilles détachées. — Avec les feuilles détachées, même résultat négatif.

b) EXPÉRIENCES D'ÉTÉ. — α. Action de l'alimentation sucrée. — Des branches cueillies au début de mai, tenues la section baignée dans l'eau à l'obscurité pendant un mois, ne présentent plus d'amidon que dans quelques très rares cellules du périderme. Certaines de ces branches sont alors mises, la section dans la solution de glucose à 5 p. 100, d'autres dans la solution de saccharose à 5 p. 100, d'autres dans l'eau. Dans chaque lot, nous avons sectionné au ras la pousse de l'année sur quelques-unes des branches. Toutes ont été placées devant la fenêtre du laboratoire.

Au milieu de juin, les feuilles des branches à pousse intacte placées dans l'eau étaient complètement privées d'amidon. Celles des branches à pousse sectionnées n'en renfermaient que quelques grains dans le périderme, dans les assises profondes du tissu chlorophyllien.

Les branches alimentées par du saccharose possédaient de l'amidon abondant, aussi bien dans le périderme que dans le tissu chlorophyllien; la pousse de l'année était pleine de vigueur et contenait de l'amidon dans le tissu chlorophyllien, l'endoderme et le périderme, alors que dans les conditions normales les feuilles de cet âge n'en contiennent à cette époque que dans le périderme seulement et en très petite quantité.

Les branches alimentées en glucose ont les feuilles de 1 an pourvues d'autant d'amidon qu'au maximum d'été et la pousse de l'année en est également remplie. La marche

de l'apparition est exactement la même qu'au printemps, mais la phase granuleuse n'existe pas.

Les feuilles de l'année elles-mêmes, où l'amidon n'apparaît normalement qu'en juillet en très petite quantité, et seulement dans le périderme, sont bourrées d'amidon lorsqu'elles sont alimentées de glucose ou de saccharose, aussi bien dans le tissu chlorophyllien que dans l'endoderme et le périderme. Dans ce dernier, seules en manquent les cellules à revêtement interne de subérine.

Ces expériences montrent que l'alimentation sucrée, appliquée au Pin maritime, réussit très bien à provoquer la formation abondante d'amidon dans les feuilles pendant l'été. Nous avons vu qu'il n'en était nullement ainsi pendant l'hiver, même en combinant l'alimentation sucrée avec les conditions les plus favorables de température et d'éclairement; bien que les conditions externes fussent sensiblement les mêmes, les résultats ont été entièrement différents, ce qui démontre l'importance prépondérante déjà signalée des conditions internes dans le phénomène de l'amylogénèse.

β. *Privation de l'éclairement sans changement de température.* — *Feuilles sur l'arbre.* — Nous n'avons pu conserver plus d'une quinzaine dans l'obscurité de jeunes pins en pot sans les faire périr.

Nous avons alors étudié l'influence locale de l'obscurité sur les feuilles restées en place sur l'arbre en les entourant de papier d'étain.

D'avril à la mi-juin, pendant la floraison, l'éclosion des bourgeons, des feuilles ainsi recouvertes depuis trois semaines (5-25 avril) montrent une diminution notable de l'amidon dans le tissu chlorophyllien; la face supérieure plate en est presque entièrement dépourvue; contre la face inférieure, la diminution est moins marquée; dans le périderme, elle n'est pas appréciable.

La même expérience répétée en été dans la première moitié de juillet n'a donné aucune diminution non plus dans le périderme, mais en a produit une très marquée

dans le tissu chlorophyllien ; ses assises extérieures n'ont plus d'amidon et l'oléorésine y abonde.

La résorption de l'amidon par l'obscurité est donc beaucoup plus marquée dans la première moitié de l'été que pendant la deuxième. Ceci tient à ce que, pendant la première période, la consommation de réserves pour la floraison, la formation de nouveaux rameaux et des nouvelles feuilles est beaucoup plus active que dans la deuxième où la constitution des nouveaux organes est déjà achevée et où ils s'accroissent seulement, ce qui exige une consommation bien moindre de substances plastiques.

Branches coupées. — Pour les branches coupées, les résultats ont été analogues aux précédents, mais il n'y a pas pour les deux périodes indiquées ci-dessus des différences nettes. Cette série d'expériences a permis surtout de contrôler les résultats précédents ; soumettant à l'obscurité les feuilles attenantes à la branche par l'emploi, soit de papier d'étain enroulé autour d'elles, soit d'un cylindre de carton noir recouvrant la branche feuillée tout entière et le récipient d'eau où elle était placée, les deux méthodes ont constamment fourni les mêmes résultats.

La réduction de l'amidon par l'obscurité pendant la première période de l'été n'a jamais été rigoureusement totale. Au bout de deux semaines (du 1^{er} au 15 juin), la face supérieure a son tissu chlorophyllien privé d'amidon, ainsi que la couche périphérique de la face inférieure ; au bout de cinq semaines (du 15 mai au 22 juin), quelques grains d'amidon existent encore dans le périclesme ; ils sont en nombre très minime, de petite taille, et exclusivement localisés au voisinage du liber.

Feuilles détachées. — La réduction par l'obscurité de l'amidon dans des feuilles détachées est très lente, jamais complète et n'intéresse que le parenchyme chlorophyllien. La face supérieure de la feuille est généralement la plus atteinte.

Dans tout ce qui précède, comme dans la résorption naturelle, le phénomène se propage en direction centripète et basipète; l'assise la plus externe se vide d'amidon d'abord, et les cellules sous-stomatiques en toute première ligne; de plus, commencée au sommet, la résorption partielle gagne peu à peu la base de la feuille.

Dans ce dernier cas de la feuille détachée, la résorption est moins marquée que dans tous les autres, ce qui s'explique difficilement, à moins d'admettre que par le fait de la section l'activité vitale de la feuille est notablement atteinte et que ses réserves sont déplacées moins aisément que pour les feuilles intactes.

γ. *Élévation de la température à éclairément égal.* — *Branches coupées.* — Les pins en pot ayant tous succombé, nous n'avons opéré que sur des branches ou des feuilles détachées.

Les vases où baignent les rameaux sont placés dans deux grands bocal en verre, devant la même fenêtre; les branches sont aussi semblables que possible, du même arbre, du même âge, d'égale taille et d'égale vigueur.

Pour suivre la marche de la résorption, au début de chaque expérience, nous prélevons des feuilles d'heure en heure pendant la journée; quand la résorption commence, ces prélèvements se font de demi-heure en demi-heure.

En mai, vingt-huit heures de chauffage entre 23 degrés et 28 degrés ont fait disparaître complètement l'amidon qui était auparavant très abondant, aussi bien dans le périderme que dans le tissu chlorophyllien. Pendant ce temps, les gouttes oléorésineuses, qui au début étaient très petites, ont considérablement grossi; le procédé indirect montre, il est vrai, de l'amidon dans la plupart des cellules, aussi bien du périderme que du tissu chlorophyllien.

La marche de la résorption est exactement la même qu'au printemps et à l'automne : centripète et basipète.

A la fin de l'expérience, les branches du bocal rafrat-

chi à 15 degrés présentent autant d'amidon qu'au début.

Cette expérience, renouvelée plusieurs fois, en mai et juin, a toujours fourni les mêmes résultats : vingt-sept à trente et une heures de chauffage, 20 à 23 degrés de température ont été les nombres extrêmes trouvés.

Dans une deuxième série d'expériences, nous avons opéré de même que précédemment, mais en cessant de chauffer entre 7 heures du soir et 7 h. 1/2 du matin. Le nombre global des heures de chauffe nécessaire pour amener dans ces conditions la résorption de l'amidon a varié entre trente et trente-cinq heures en mai et juin.

Dans une troisième série d'expériences, nous avons chauffé plus fortement les branches feuillées ; de 8 heures du matin à 7 heures du soir, soit pendant onze heures, la température ayant varié entre 28 et 34 degrés, la résorption a été complète, mais la méthode indirecte accusait toujours de menus grains dans les plastes ; les gouttes oléorésineuses abondent. La même expérience renouvelée plusieurs fois dans ce même mois, cette année-là et les suivantes, a donné les mêmes résultats ; les durées ont varié entre dix et douze heures et les températures entre les extrêmes de 27 à 35 degrés.

Avec un éclaircissement moindre, les mêmes résultats ont été atteints plus rapidement encore. En mai et juin, onze à treize heures de chauffe de 30 à 35 degrés, et en août cinq à six heures, ont suffi dans ces conditions.

Ainsi, l'élévation ménagée de la température peut produire la résorption de l'amidon non seulement à la lumière diffuse, mais même à la lumière directe et intense.

Dans toutes ces expériences, après avoir fait agir l'élévation de température qui a provoqué la disparition de l'amidon, les branches ont été placées dans un bocal refroidi ; en aucun cas l'amidon n'a reparu.

Remarquons à ce sujet que l'action même très prolongée de l'obscurité complète sans élévation de température n'arrive pas à produire un résultat équivalent.

Feuilles détachées. — Nous avons obtenu des résultats analogues avec les feuilles détachées.

En résumé, ces expériences démontrent qu'à éclaircissement égal, nul, diffus ou intense, l'élévation ménagée de la température produit la diminution et même la disparition complète de l'amidon dans les feuilles; cette action est beaucoup plus rapide dans les feuilles tenant aux branches que dans les feuilles détachées.

La diminution de l'amidon est accompagnée dans tous les cas par l'augmentation de l'oléorésine intracellulaire.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

1. Les feuilles de moins de 1 an ne contiennent que peu d'amidon et tardivement.

2. Dans les feuilles adultes, l'amidon apparaît au printemps dans les cellules de tous les tissus, sauf le plus superficiel (épiderme, sclérenchyme hypodermique) et les plus profonds (gaine subérifiée des faisceaux libéro-ligneux).

La progression de cette apparition dans les tissus est centrifuge et basifuge.

3. Dans ces cellules, l'amidon ne se forme jamais que dans les plastes.

4. a) L'amidon est en perpétuelle variation jusqu'à l'automne, où il disparaît complètement. Il augmente jusqu'à un maximum atteint en avril, décroît ensuite pendant l'allongement des pousses et la floraison jusqu'à un minimum qui se produit en mai, augmente de nouveau jusqu'en juillet-août, époque à laquelle il est le plus abondant (maximum d'été), décroît en septembre pour disparaître complètement en octobre.

La marche de la disparition automnale est exactement inverse dans tous ses détails de celle de l'apparition printanière; elle est centripète et basipète.

b) A l'époque du maximum, les assises extérieures du parenchyme chlorophyllien se vident d'une partie de leur amidon chaque nuit; pendant ce temps, dans les mêmes cellules, de nombreuses gouttes d'oléorésine apparaissent qui diminuent le jour pendant que l'amidon augmente. Il y a là un balancement remarquable.

5. Toutes les expériences tentées ont été infructueuses pour faire apparaître l'amidon dans les feuilles en hiver. Pendant l'été, l'amidon disparaît aussi difficilement, sauf si l'on élève la température.

6. En été, l'alimentation de branches coupées ou de feuilles détachées ayant perdu une grande partie de leur amidon par un séjour prolongé à l'obscurité reprennent de l'amidon dans tous les tissus, même à l'obscurité.

7. Une élévation convenable de la température en été fait disparaître l'amidon des feuilles rapidement, et fait apparaître dans les mêmes cellules de grandes quantités de gouttelettes d'oléorésine neutre.

8. Tous les faits que précèdent, surtout la différence si tranchée entre le résultat des expériences faites en hiver d'une part, et d'autre part en été, permettent de penser que les principaux facteurs de l'amylogenèse résident dans les conditions internes.

TROISIÈME PARTIE

Évolution de la sécrétion oléorésineuse dans la feuille fasciculée du Pin maritime.

HISTORIQUE DES RECHERCHES SUR LA SÉCRÉTION OLÉORÉSINEUSE

Presque toutes les Gymnospermes possèdent une sécrétion oléorésineuse qui est un des caractères de cette classe ; le Pin maritime est certainement une des espèces où cette sécrétion a été le mieux étudiée.

L'étude que j'en ai faite m'a permis d'y rencontrer, soit seul, soit en collaboration, des faits nouveaux nombreux et importants. Avant d'en aborder l'exposé, il est nécessaire d'indiquer les travaux de mes devanciers.

Tschirch a donné en 1893 une théorie de la sécrétion des oléorésines qui a fait autorité jusqu'à ces dernières années.

Voici comment il a décrit le phénomène, d'abord dans les cellules bordant les canaux sécréteurs et puis dans les cellules sécrétrices isolées.

Première phase. — La membrane de la cellule se gonfle et apparaît stratifiée par l'apparition dans son épaisseur d'un *mucilage*.

Le cytoplasma, cédant la place à la membrane gonflée,

recule vers le centre de toute l'épaisseur dont celle ci s'est accrue.

Deuxième phase. — Dans le *mucilage* ainsi apparu, et à son contact avec le cytoplasma qu'il a refoulé, une zone se différencie, non plus stratifiée, mais *hyaline* : c'est la zone *résinogène* ; dans son épaisseur, la sécrétion apparaît sous forme de gouttelettes.

Troisième phase. — Le mucilage se résorbe, laissant en place les gouttelettes oléorésineuses élaborées.

Pendant la résorption du mucilage, le cytoplasma reprend progressivement son volume initial, englobant les gouttelettes oléorésineuses que le mucilage a laissées à la place où elles se sont formées.

Il faut avouer que ce processus est étrange. Ces mouvements de flux et de reflux de la membrane, suivis docilement par le cytoplasma, cette mise à découvert du produit de sécrétion par la membrane, suivie de sa capture par le cytoplasma, avaient de quoi surprendre, car ce n'est pas la membrane qui, d'ordinaire, a l'initiative des phénomènes cellulaires, mais bien le cytoplasma. Or, Tschirch allait jusqu'à retirer à ce dernier tout rôle actif dans la sécrétion, et ne lui laissait qu'un rôle collecteur.

En 1899, M^{me} E. Schwabach, étudiant la sécrétion de l'oléorésine dans les aiguilles des Conifères, constata des phénomènes tout à fait en contradiction avec la théorie de Tschirch :

1° L'oléorésine se forme dans le cytoplasma des cellules sécrétrices et non dans la membrane sans qu'il y ait de phase hyaline ;

2° L'oléorésine traverse la membrane et passe dans le canal sécréteur.

Mis au courant de ces résultats, Tschirch les a contestés avec énergie ; il a déclaré n'avoir jamais observé la présence de résine ni d'essence dans la cavité des cellules bordant les canaux sécréteurs ; de plus, il considérait que le passage de la résine à travers la membrane de la cellule sécrétrice, pour aller de l'intérieur de cette dernière

dans le canal ou la poche qu'elle borde, est impossible.

M^{me} Schwabach a répondu victorieusement à ces objections en montrant la présence facile à constater des gouttelettes oléorésineuses dans les cellules bordières des canaux sécréteurs; et puis elle a prouvé expérimentalement la possibilité de faire traverser les membranes cellulaires par des solutions de résine dans l'essence de térébenthine.

Ces résultats ont été tellement convaincants que Czapex tout d'abord, puis Dormann, Hannig, Frank, Mœnikes, Haberlandt ont adopté le même point de vue.

R. Müller, élève d'Haberlandt, a vu dans certains cas (cellules sécrétrices d'*Aristolochia brasiliensis*) l'huile sécrétée dans le protoplasma sous forme d'une vésicule suspendue à la paroi cellulosique par une sorte de petite cupule rattachée à la membrane.

Nous verrons que les résultats obtenus par nous confirment entièrement et étendent la théorie de M^{me} Schwabach; toutefois, il nous a bien paru que c'était dans le voisinage très immédiat de la membrane que la constitution définitive de l'oléorésine s'établissait tout d'abord; et ceci pourrait indiquer que dans ces cas tout au moins, il ne serait pas impossible que la membrane puisse jouer un rôle non passif entièrement, mais quelque peu actif, comme le pense Tschirch. Cependant une autre explication nous paraît plus probable : le rôle des membranes plasmiques (Voir p. 120).

En 1925, M. Lehmann, dans *Planta*, fait de la théorie de Tschirch une critique des plus fouillées.

En 1927, Albert Leeman, élève de Chodat, dans un travail consacré à l'étude de l'*Asarum europæum*, arrive à des résultats très précis contredisant d'une façon formelle la théorie de Tschirch, dont il ne subsiste plus grand'chose.

D'abord, à aucun moment, il ne voit lui non plus apparaître de phase mucilagineuse avant la sécrétion; ensuite, il constate la formation de l'essence, non dans la membrane, mais bien dans le cytoplasma.

Il est juste de dire que dans quelques cas il a, comme Müller, vu à l'origine la gouttelette d'oléorésine enchâssée dans une sorte de cupule, qui, d'une façon tout à fait certaine, est une expansion de la membrane.

Tout récemment (1928), Jean Motte, à propos des gouttelettes huileuses ou oléocorps contenus dans le cytoplasma des cellules des pédoncules anthéridiens des Muscinées, écrit ce qui suit :

« Les corps osmiophiles ou sudanophiles présents dans le pédoncule anthéridien... ne sont pas, à proprement parler, des excreta, puisqu'ils ne sont pas éliminés par la cellule saine et bien vivante, mais ce ne sont pas davantage des aliments. Ils ne sont jamais repris dans le cycle métabolique et persistent sans changement dans des cellules destinées à disparaître.

» Dombray (1926) y reconnaît la présence d'une huile essentielle; c'est là un fait qui appuie l'hypothèse précédente, puisque, en effet, les essences ne sont pas des substances de réserve. »

Nous citons ces faits bien que leur siège soit dans des plantes très différentes de celles que nous étudions, parce que le mélange des essences à des corps gras dans des gouttelettes « soudanophiles ou osmiophiles » y est signalé avec précision; d'autre part, l'affirmation que *les essences ne sont pas des substances de réserve* exprime très bien les idées actuelles à ce sujet. Nous verrons que nos conclusions leur sont nettement opposées, tout au moins pour ce qui concerne le Pin maritime.

Dans mon étude sur l'évolution de l'amidon dans les feuilles du Pin maritime faite en 1910, j'avais, non sans surprise, remarqué « des gouttes probablement oléorésineuses particulièrement abondantes dans les cellules de la feuille du Pin » (*Procès-verbaux de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 1910).

En 1925, M. Devaux, à l'occasion de la préparation d'un cours sur les bois, éprouva une surprise analogue à la mienne en constatant que la sécrétion, loin d'être localisée

dans les canaux sécréteurs, existait au contraire dans presque toutes les cellules vivantes de la tige : moelle, rayons médullaires, liber, écorce... Une étude en commun, entreprise alors, nous permit de montrer que la sécrétion oléorésineuse du Pin maritime était, en effet, « une propriété générale de toutes les cellules vivantes de la tige, devenant seulement moindre ou nulle chez les cellules qui produisent une autre sécrétion, du tanin en particulier » (*Procès-verbaux de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux, 1925-1926*).

Il y aurait donc dans le Pin des sécrétions résineuses, non seulement dans les canaux sécréteurs, mais aussi dans les cellules. On verra plus loin que l'une est neutre (celle de l'intérieur des cellules) et l'autre acide (celle des canaux sécréteurs).

Les deux espèces de sécrétions sont colorées par le Soudan III en rouge, mais seule la sécrétion acide est colorée en vert émeraude par la solution aqueuse d'acétate de cuivre.

Dans ce qui suit, c'est exclusivement de la sécrétion intracellulaire neutre des feuilles du Pin maritime qu'il va être question.

Résultats de nos recherches.

La méthode que nous avons suivie a été exposée à propos de l'évolution de l'amidon (V. p. 88).

Nous examinerons dans ce qui suit, successivement :

Le lieu de la sécrétion ;

La nature des substances sécrétées ;

Les variations de la sécrétion (étude qualitative et étude quantitative) ;

Le rôle possible rempli par la sécrétion dans la plante.

1^o Lieu de la sécrétion.

La sécrétion oléorésineuse se produit dans toutes les cellules vivantes du Pin maritime, et non exclusivement, comme on l'avait cru jusqu'ici dans les canaux sécréteurs.

Il serait bien surprenant que les gouttelettes intracellulaires, toujours extrêmement visibles, aient entièrement échappé aux observateurs qui m'ont précédé : il en est qui les ont parfaitement vues et même dessinées, mais tous, sauf un seul, les ont considérées comme constituées par de l'huile grasse.

Sachs, dans son *Traité de botanique* (p. 97), figure un canal sécréteur de Pin maritime entouré de quelques cellules de parenchyme chlorophyllien ; dans ces cellules, des gouttes liquides sont représentées et désignées dans la légende sous le nom de gouttes d'huile (« ... le contenu de ces cellules renferme des gouttes d'huile »).

De même, Molisch (*Mikrochemie der Pflanze*, p. 169, fig. 61) donne un canal sécréteur de feuilles d'Abîès pectinata. Dans les cellules de mésophylle attenantes à ce canal, les chloroplastes sont représentés avec une régularité parfaite, mais aucune goutte oléorésineuse n'est figurée ; par contre, page 383, la figure 122 représente quelques cellules de mésophylle de *Taxus baccata* : ici, des gouttes sont représentées dans les feuilles de 1 an et de 4 ans, beaucoup plus grosses dans celles-ci que dans les autres. Se référant aux travaux d'Arthur Meyer, Molisch désigne ces gouttes sous le nom de *mesophyllensekret* ou par abréviation *mesenkret*.

Seul, à notre connaissance, Ch. Bertrand a pressenti la vraie nature de ces gouttelettes. Dans son travail déjà cité (p. 2, Pl. VII, fig. 4), il représente, dans la région cambiale d'un rayon médullaire de tige de *Pinus strobus*, des cellules contenant des globules arrondis, que dans la légende il désigne formellement sous le nom de *globules de résine*.

Les deux désignations de ces deux gouttelettes, huile d'une part, résine, ou mieux oléorésine de l'autre, montrent clairement l'importance physiologique de la question :

Huile — étant sous-entendue l'épithète *grasse* — laisse penser qu'on a affaire à une substance de réserve; résine, tout au contraire, laisse supposer que la substance en question est un excreta inutile, peut-être nuisible même, que la cellule doit rejeter au delà de sa membrane (1).

En outre, si c'est bien une *résine*, le fait de la sécrétion effectuée par des cellules autres que celles qui bordent les canaux sécréteurs est également nouveau (2). Il s'agissait donc tout d'abord de bien préciser si ces gouttelettes étaient constituées par de l'huile, substance de la série grasse, ou par l'oléorésine, substance de la série terpénique.

2° Constance et généralité des gouttelettes oléorésineuses dans les feuilles.

On a déjà vu dans la première partie de ce travail (p. 93 et s.) que dans les cellules, au printemps, avant l'apparition de l'amidon, il y avait pendant un très court espace de temps, mais d'une façon tout à fait nette, un suc cellulaire très abondant, d'aspect granuleux, visqueux, très soluble dans l'alcool. Nous avons désigné ce stade sous le nom de phase pâteuse (Fig. XXVII, 2) et indiqué que probablement la substance si abondante qui la caractérise est peut être la substance-mère des produits oléorésineux.

Pour bien voir la répartition des oléorésines dans les tissus de la feuille, c'est avant la « phase pâteuse » qu'il

(1) A vrai dire, la physiologie végétale enregistre déjà depuis longtemps des faits montrant que pour la plante il n'y a pas, comme pour l'animal, une frontière infranchissable entre la sécrétion utilisable de nouveau et l'excrétion entièrement inutilisable.

Par exemple, il est classique que l'asparagine, substance d'excrétion et poison pour la plante, comme l'urée est poison pour l'animal, peut être réemployée par la cellule végétale, pourvu que cette dernière possède des hydrates de carbone à sa disposition.

(2) Voir page 114 la citation de Jean Motte.

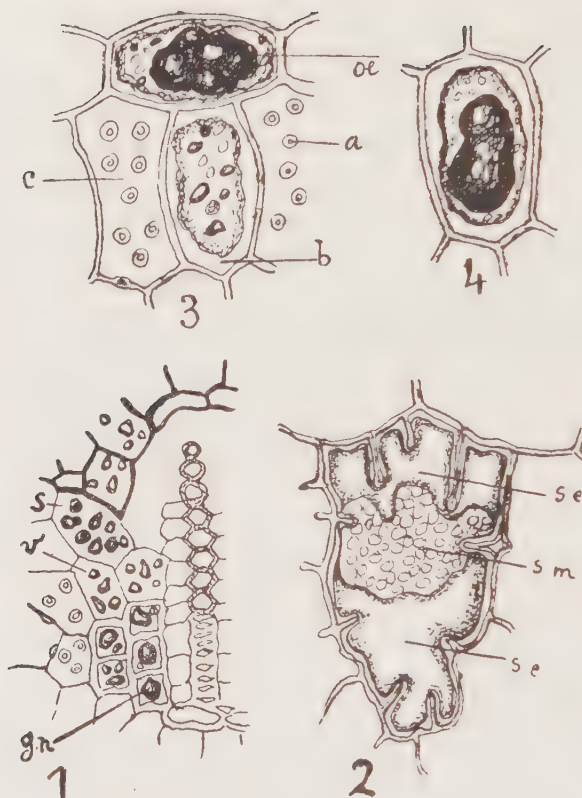


Fig. XXVII.

1. Portion de coupe transversale de feuille adulte en mars montrant les gouttelettes oléorésineuses abondantes dans les cellules à gros noyau g. n bordant extérieurement la plage libérienne, dans deux cellules vivantes v de parenchyme et dans deux cellules à revêtement interne de subérine s, en trait noir.
2. Une cellule du parenchyme chlorophyllien montrant la phase visqueuse. S. e, suc visqueux épais. S. m, suc en couche mince transparent laissant voir les plastes où l'amidon n'existe pas encore.
3. Une cellule d'endoderme avec énorme goutte d'oléorésine colorée par le Soudan III. Ol.
 - a. Punctuations aréolées vues de face.
 - b. Cellule vivante non ponctuée avec cytoplasma contracté par l'alcool du réactif coloré et pelites gouttelettes oléorésineuses.
 - c. Cellule morte, ponctuée lignifiée.
4. Cellule vivante du périderme avec énorme goutte d'oléorésine colorée par le Soudan III.

faut l'examiner. Plus tard, l'apparition de l'amidon modifie considérablement cette répartition, comme on l'a déjà vu.

Une coupe transversale de feuille adulte cueillie à la fin de l'hiver, en février par exemple, montre après coloration au Soudan III que *toutes les cellules, sans aucune exception*, contiennent des gouttelettes colorées en rouge.

Dans les couches les plus extérieures (épiderme, cellules stomatiques exceptées, et hypoderme) et les plus intérieures

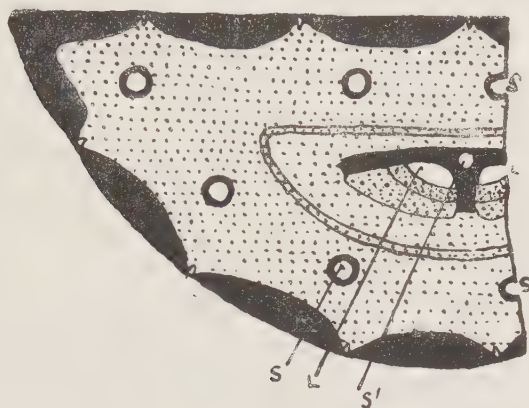


FIG. XXVIII. — Coupe schématique montrant la répartition de l'amidon et de l'oléorésine dans l'ensemble des tissus de la feuille du Pin maritime.

En noir, les tissus contenant uniquement de l'oléorésine.

En pointillé, les tissus contenant oléorésine et amidon.

En blanc, les canaux sécréteurs S et S' et des lacunes intralacuneuses L.

(tissu subérifié profond, bordure des canaux sécréteurs), les gouttelettes resteront seules ; dans tous les autres tissus vivants, où l'amidon apparaîtra plus tard, les gouttelettes oléorésineuses diminueront au fur et à mesure que l'amidon augmentera, et réciproquement.

En hiver, les cellules de tous les tissus de la feuille contiennent des gouttelettes oléorésineuses ; par le Soudan III, on les voit colorées en rouge et volumineuses, car l'alcool, dissolvant de la couleur, les rassemble avant de les dissoudre. Par l'emploi du sulfate de bleu de Nil en solution

dans l'eau, on voit, au contraire, les gouttelettes rester petites, sphériques, séparées les unes des autres et localisées tout près des membranes, se colorer vivement en bleu.

De même, par le Soudan III, employé très rapidement, les gouttelettes restent près des membranes; notamment dans le tissu subérifié profond, elles sont étirées en larmes, en poires, et y adhèrent par leur base rétrécie (Fig. XXIX). On pourrait en conclure que ceci confirme la théorie de Tschirch; en réalité, les notions nouvelles acquises sur l'activité propre des *membranes plasmiques* (1) expliquent beaucoup mieux cette localisation; ce n'est pas la membrane pectosocellulosique qui joue un rôle actif dans la sécrétion, car elle est inerte: c'est la membrane vivante du protoplasma qui la touche immédiatement.

3° Nature chimique des gouttelettes intracellulaires.

Cette question a déjà été traitée dans la publication déjà citée (2), mais je l'examine ici sous un autre point de vue.

Les substances colorées par le Soudan III sont :

1° Des corps de la série grasse : alcools, aldéhydes, acides, éthers;

2° Les corps de la série terpénique : terpènes ou essences $C^{10}H^{16}$, alcools, aldéhydes et acides terpéniques dont le mélange est désigné par les botanistes sous le nom d'oléorésines;

3° Des substances complexes entrant dans la composition de la membrane végétale (cutine et subérine).

Ces dernières font toujours partie intégrante de la membrane soit à l'extérieur (cutine), soit à l'intérieur

(1) Devaux, *La structure moléculaire de la cellule végétale*, Bull. de la Soc. bot. de France, p. 75, 5^e série, t. IV, 1928.

(2) Devaux et Bargues, *loc. cit.*

(subérine) et, d'ailleurs, sont *solides*; nous ne pouvons donc supposer qu'elles constituent les inclusions nette-

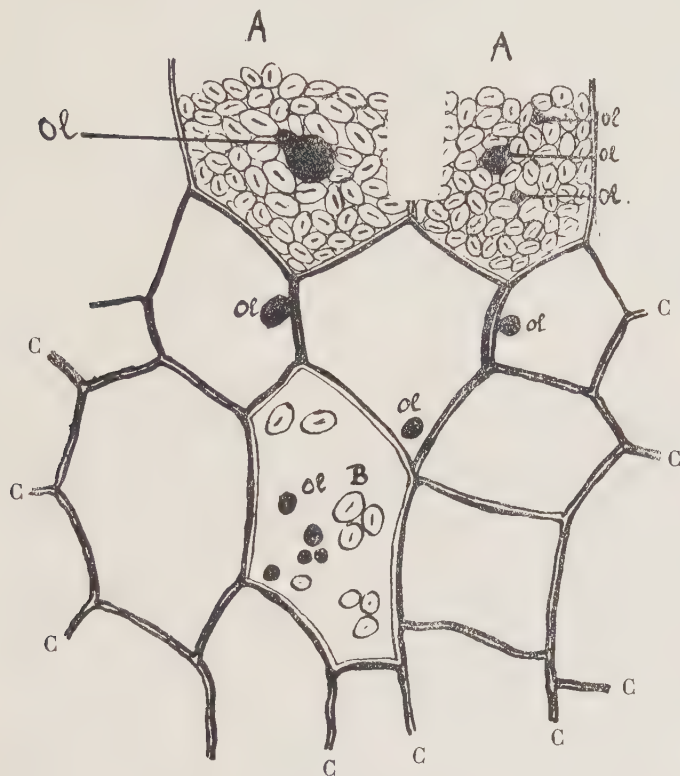


FIG. XXIX. — Portion du tissu subérifié interfasciculaire d'une feuille de 2 ans de Pin maritime. Coloration par le Soudan III.

En noir, les membranes subérifiées et les gouttelettes d'oléorésine Ol; incolores, les grains d'amidon gros et remplissant deux cellules du tissu de transfusion A, et beaucoup moins nombreux et moins gros avec oléorésine dans la cellule B, non munie du revêtement interne de subérine. Dans les cellules à revêtement de subérine, oléorésine et pas d'amidon.

Remarquer la partie moyenne cellulo-pectosique (incolore) entre les lames de subérine (en noir), ce qui donne à la membrane l'aspect d'une double ligne épaisse, noire, avec un intervalle blanc (C). G = 1500.

ment *liquides* que nous avons décrites et dessinées, situées en pleine masse du cytoplasma et visiblement distinctes

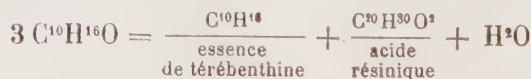
des membranes, même lorsqu'elles en sont proches ou qu'elles la touchent en un point. La seule supposition plausible que nous puissions faire relativement à la nature chimique des gouttelettes en question est donc qu'elles sont ou des *corps gras*, ou des *corps terpéniques*. C'est ce qu'il s'agissait de décider.

La difficulté est que les colorants microchimiques des substances grasses et des oléorésines sont les mêmes et que chacun d'eux colore semblablement les deux groupes de substances; outre le Soudan III, qui les teint en rouge, la teinture d'Alkannah les colore aussi en rouge, la solution fraîche de chlorophylle dans l'alcool éthylique, en vert; l'acide chlorhydrique en vapeurs, en jaune; l'acide osmique en solution dans l'eau, en noir.

Toutefois, comme il a été dit plus haut, l'acétate de cuivre en solution dans l'eau a permis d'établir une distinction importante dans les sécrétions oléorésineuses du Pin. Celle des canaux sécréteurs du bois se colore seule par ce réactif; elle est acide et forme avec lui un savon oléorésineux cuivrique; au contraire, la sécrétion des canaux du liber (habituellement), celle de l'écorce, et enfin celle qui est contenue dans toutes les autres cellules vivantes, est neutre et reste tout à fait incolore en présence de l'acétate de cuivre.

Il s'agit certainement d'une substance spéciale neutre. Nous pensons que ce pourrait bien être la substance mère de la sécrétion oléorésineuse des canaux. Voici ce que nous en disions (Devaux et Bargues, *loc. cit.*) :

« M. le professeur Dupont, directeur de l'Institut du Pin, a été porté, par des considérations d'ordre chimique, à envisager l'existence d'une matière mère des produits résineux; cette matière mère, $C^{10}H^{16}O$, serait neutre, probablement aldéhydique, et se transformerait, sous l'effet d'une oxydo-réduction diastasique, en terpène et en acide résinique selon l'équation suivante :



» Ce serait cette matière mère, neutre, que nous trouvons à l'état pur sous forme de gouttelettes dans les cellules et qui se trouve éliminée dans les canaux sécréteurs en subissant la transformation diastasique que nous venons de signaler. Ce produit s'écoulerait à l'état pur dans les gros canaux cortico-libériens. Les recherches de Kohler (1) sur la sécrétion hivernale du sapin plaident tout à fait dans le même sens. »

Deux autres réactifs colorants ont été récemment indiqués comme pouvant permettre de distinguer les oléorésines des corps gras dans les cellules vivantes, même sans les tuer; ce sont : le *réactif Nadi* et le *sulfate de bleu de Nil*. Nous nous sommes empressé de les essayer l'un et l'autre.

Action du réactif Nadi. — On désigne sous ce nom le mélange de deux solutions dans l'eau distillée (XX gouttes) de a-naphtol à 1 p. 100 (1 goutte) et de chlorhydrate de diméthylparaphénylène-diamine à 1 p. 100 (1 goutte). Le mélange est d'un rose très pâle qui augmente d'intensité pendant quelques jours. C'est au bout de quarante-huit heures que le réactif donne les meilleurs résultats, d'après les auteurs qui l'ont indiqué, MM. Guilliermond, Mangelot, Policard et Zweibaum. Ils considéraient d'abord qu'il colorait en bleu les graisses et en rose les oléorésines. Malheureusement, de nouvelles expériences ont montré que, dans certains cas, les colorations sont moins nettes et même inversées.

Sur les coupes de feuilles de Pin traitées par le Nadi, les gouttelettes du parenchyme vert, du périclesme, de la nervure et des canaux se colorent en bleu violacé, alors que tout le reste de la coupe se colore en rouge, membranes et contenu. C'est là une confirmation de la nature oléorésineuse de la sécrétion; en effet, dans le même réactif, des coupes d'un tissu renfermant de l'huile certainement grasse (coupe de graine d'arachide) montrent

(1) Kohler, *Moniteur scientifique*, IV, 1904.

nettement la coloration en bleu de cette huile grasse.

Action du sulfate de bleu de Nil. — Ce réactif colore les corps gras en rose et tout le reste de la cellule en bleu clair, sauf les grains d'amidon, qui restent incolores, et les oléorésines qui se colorent en vert ou en bleu intense; cette coloration est très nette, parce que le réactif agit à l'état de dilution extrême : 1 goutte d'une solution à 1 p. 1.000 dans C gouttes d'eau distillée, réactif bleu très pâle, presque incolore, suffit.

On constate ainsi nettement la coloration en vert mousse des gouttelettes des cellules du tissu chlorophyllien, où elles forment des amas d'autant plus volumineux que l'amidon y est moins abondant, la coloration en bleu vert des gouttelettes des tissus non chlorophylliens et l'absence complète de toute coloration rose ou violacée.

L'action du sulfate de bleu de Nil permet donc de conclure aussi en faveur de la nature oléorésineuse des gouttelettes en question, mais ne permet cependant pas d'arriver à la certitude absolue. En effet, ce réactif est malheureusement loin de donner des indications infaillibles. Sans doute, dans la plupart des cas, il colore en bleu très intense les essences et les oléorésines, et en rose plus ou moins violacé les huiles grasses. Mais essayé sur le contenu des poches sécrétrices de la peau de l'orange par exemple, l'action du réactif est différente suivant les conditions d'examen; si l'on observe le produit à l'intérieur des poches, dans une coupe ayant séjourné dans le réactif, la coloration est vert mousse, tandis que si l'on colore par le même réactif le produit de sécrétion, projeté par pression sur une lame, on obtient une couleur rose violacé.

De même, traité par la solution aqueuse du bleu de Nil, le contenu des canaux sécréteurs de la feuille de Pin, recueilli sur une lame, se colore en magnifique bleu paon, tandis que dans les coupes, la couleur obtenue par le même réactif est un vert mousse assez terne.

Il y a donc des réserves à faire sur l'action de ce

sulfate de bleu de Nil, de même que sur celle du Nadi.

Action des réactifs dissolvants. — Mais un autre moyen d'étude restait, celui des réactifs dissolvants, et leur action a été cette fois décisive.

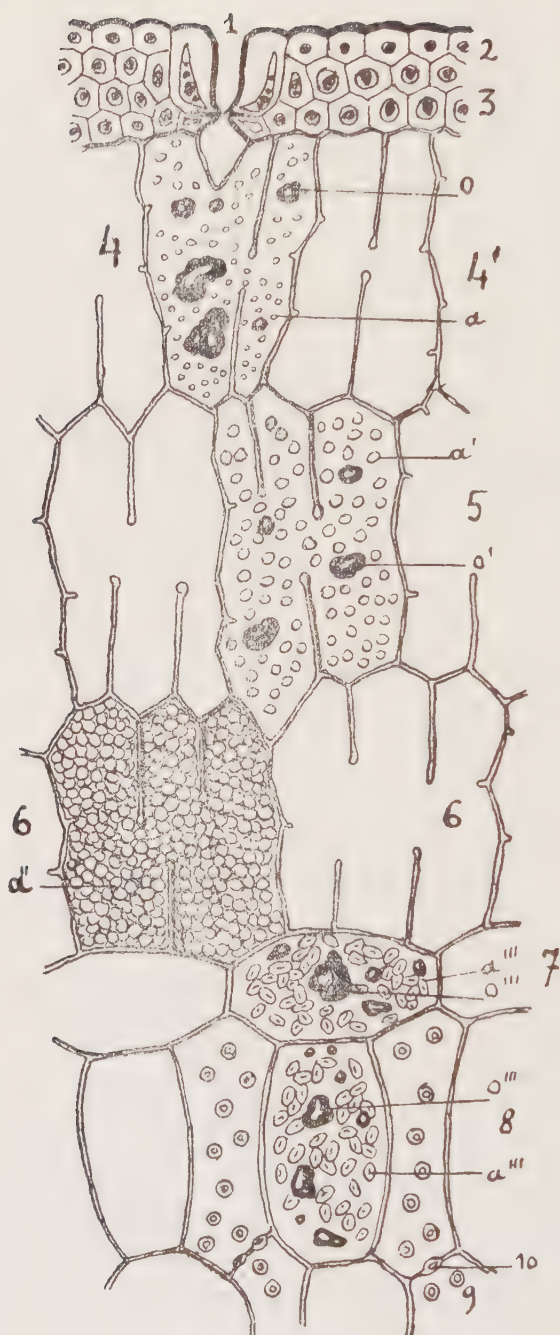
Les oléorésines et les corps gras sont solubles dans des liquides qui, pour la plupart, sont les mêmes : benzine, chloroforme, éther, tétrachlorure de carbone, sulfure de carbone.

Avec l'alcool absolu et l'acide acétique cristallisable, il n'en est heureusement pas ainsi ; ces liquides dissolvent les essences et non les corps gras ; les terpènes et leurs dérivés sont seulement un peu moins vite dissous que les autres huiles essentielles, mais ils le sont entièrement au bout d'un temps relativement court, tandis que les corps gras proprement dits, sauf l'huile de ricin, sont complètement insolubles.

Des coupes d'égale minceur faites au même moment, à la même hauteur dans la feuille vivante du Pin maritime ou dans sa jumelle, sont groupées en trois lots. Celles du premier sont plongées aussitôt faites dans le Soudan III et montrent l'aspect précédemment décrit (Fig. XXX).

Celles des deux autres lots ne sont plongées dans le réactif colorant qu'après un séjour de durée déterminée dans les réactifs dissolvants, alcool absolu (lot 2) ou acide acétique cristallisable (lot 3).

Les coupes de ces deux derniers lots ont été retirées du réactif dissolvant après des durées d'une, deux, trois, quatre, cinq, dix, quinze, vingt minutes. La dissolution commence à se constater dès le début, et après vingt minutes, elle est toujours complète, les cellules ne montrent plus aucune inclusion colorée au Soudan III ; cependant le réactif a bien touché toutes les parties de la coupe et coloré toutes les membranes qui peuvent le fixer ; le cuticule de l'épiderme et les revêtements subérifiés du parenchyme interfasciculaire sont en effet vivement colorés en rouge, ce qui contrôle utilement l'efficacité du réactif.



1. Stomate.
2. Épiderme, avec sa cuticule colorée en rouge par le Soudan III en noir sur la figure).
3. Sclérénchyme.
4. Cellule sous-stomatique.
- 5, 6. Cellules de tissu chlorophyllien.
7. Endoderme.
8. Tissu de transfusion avec des punctuations aréolées de face 9 et en coupe 10.

Dans l'épiderme et le sclérénchyme sous-épidermique, nombreuses gouttes de substance mère d'oléorésine (en noir) et pas un seul grain d'amidon.

Les cellules 4, 5 et 6 montrent nettement :

La grande prédominance de l'oléorésine en 4, avec absence d'amidon (chloroplastes très petits) ;

La prédominance moins grande de l'oléorésine en 5, où il y a des gouttes relativement moins grosses qu'en 4 et où les chloroplastes sont plus gros, avec, au centre, un point bleui par l'iode ;

Et enfin la disparition presque complète de l'oléorésine en 6 où, au contraire, les chloroplastes très gros, distendus par l'amidon, remplissent entièrement la cavité de la cellule.

Remarquer qu'on ne voit pas le hile des grains d'amidon des chloroplastes, même au maximum de leur grosseur (6, a''), tandis qu'il se voit très nettement sous forme d'une ligne droite orientée suivant le grand axe dans les grains elliptiques du parenchyme de transfusion et de l'endoderme (a''', 7 et 8).

FIG. XXX. — Portion de la coupe colorée au Soudan III d'une feuille cueillie le matin.

G = 430.

Cette solubilité des gouttelettes dans l'alcool est même, nous l'avons dit ailleurs (1), une gêne dans l'emploi habituel de ce réactif colorant, car la solution de Soudan III étant faite dans l'alcool à 95 degrés, elle dissout notablement l'oléorésine; il est donc important de laisser *très peu de temps* les coupes dans le réactif. Nous avons reconnu qu'une coupe mince faite à sec (moelle de sureau non trempée dans l'alcool, rasoir bien essuyé) posée sur l'extrémité d'une aiguille plate plongée dans le Soudan III, et retirée *quelques secondes* après, est vivement colorée en rouge dans toutes les parties qui doivent fixer le réactif.

Faut-il voir là l'indication d'une différence de composition chimique dans les gouttelettes des régions superficielles et des régions profondes? Il nous semble que l'explication est beaucoup plus simple. Les gouttelettes des régions profondes du parenchyme chlorophyllien, de l'endoderme ou du périderme sont incluses dans un cytoplasma très abondant que le réactif est obligé de traverser, non sans se diluer, avant de les atteindre, tandis que les cellules épidermiques, hypodermiques ou stomatiques contiennent un cytoplasma à peine plus volumineux que l'oléorésine, qui est ainsi en contact immédiat et direct avec le solvant non dilué.

Ces faits ne nous permettent donc pas de supposer que les gouttelettes des régions examinées sont de nature différente.

L'action du sulfate de bleu de Nil et du Nadi sur d'autres coupes des mêmes lots donnant des résultats entièrement concordants avec ceux-ci, nous pouvons certainement conclure que *les gouttelettes d'aspect oléagineux, colorables au Soudan III, des cellules des divers tissus de la feuille de Pin maritime sont bien des substances oléorésineuses.*

Ces résultats microchimiques pouvaient-ils être contrôlés par l'analyse macrochimique? C'est ce que nous avons recherché.

(1) Devaux et Bargues, *loc. cit.*

Analyses quantitatives. — Des analyses ont été effectuées au Laboratoire de l'Institut du Pin par MM. Dupont et Soum, non sur des aiguilles, il est vrai, mais sur des bourgeons de Pin maritime récoltés en février. Les résultats ont été les suivants :

Une fraction atteignant 7,64 p. 100 du poids sec ou 2,36 p. 100 du poids frais est extractible à l'éther et constitue l'ensemble : essences, résines, cires.

Sur ces 7,64 p. 100, 0,48 p. 100 sont de l'essence, ou 7,16 p. 100 sont des graisses ou des résines dans les proportions ci-dessous :

P. 100 DU POIDS SEC (0,308 DU FRAIS).		P. 100 DU POIDS FRAIS.	
Essence.....	0,48	Essence.....	0,13
Produits neutres...	2,04	Produits neutres...	0,64
Acides gras.....	0,28	Acides gras.....	0,08
Acides résiniques..	4,84	Acides résiniques..	1,49
	7,16		2,21
	7,64		2,36

ce qui donne $\frac{0,64}{2,36} = 27,1$ p. 100 de produits neutres
et $\frac{0,08}{2,36} = 3,4$ p. 100 d'acides gras.

Le reste, soit 69,5 p. 100, représente l'essence et les acides résiniques.

Il est vraisemblable que les 27,1 p. 100 de produits neutres rencontrés par MM. Dupont et Soum représentent surtout des cires cuticulaires, pour une très faible proportion, et pour la plus grosse part les gouttelettes intracellulaires neutres, dont l'analyse micrographique précédente a montré nettement la prédominance.

C'est ce qu'ont prouvé les recherches que j'ai entreprises en collaboration avec M. Faucouneau et portant non sur des bourgeons, mais sur des feuilles venant d'être cueillies.

Ces recherches, que nous détaillons plus loin, nous ont

amené à conclure que les feuilles de Pin, épuisées à l'alcool et puis à l'éther, abandonnent un extrait dont les 95,7 p. 100 sont des oléorésines et 4,3 p. 100 seulement des substances cireuses. Ces dernières ne sont pas des éthers de la glycérine, mais des éthers abiétiques des alcools cétyliques, céryliques et myriciques (Kauffmann et Friedebach, 1922). Ce ne sont pas des corps gras proprement dits.

Les gouttelettes intracellulaires des aiguilles de Pin sont donc vraisemblablement constituées *entièrement* par des *dérivés terpéniques* sans traces de *corps gras* proprement dits.

4° Variations comparatives des oléorésines et des hydrates de carbone intracellulaires.

La substance constituant les gouttelettes intracellulaires d'apparence huileuse est donc bien certainement de nature terpénique. Il s'agit maintenant de rechercher comment se forme cette substance, si sa proportion varie, et dans quel sens.

En effet, si, comme on le croit généralement pour toutes les oléorésines, il s'agit d'un simple excreta, sa proportion dans l'intérieur de la feuille ne cessera pas d'augmenter au cours de la végétation.

Si, au contraire, cette substance est susceptible de jouer le rôle de réserve, sa proportion variera, au même titre que le fait par exemple l'amidon, avec les saisons, avec l'alternance du jour et de la nuit.

Il sera même particulièrement instructif de comparer les variations simultanées de l'amidon, et plus généralement des hydrates de carbone intracellulaires (sucres, etc.), avec celles des oléorésines.

Les recherches suivantes répondent à ce plan d'étude.

Variation journalière. — Une coupe transversale faite à mi-longueur en juillet, à la fin d'une journée ensoleillée, dans une feuille adulte du Pin maritime traitée par la

glycérine iodée qui colore l'amidon en bleu et par la solution alcoolique de Soudan III qui colore les oléorésines en rouge, montre ce qui suit :

a) Toutes les cellules du parenchyme chlorophyllien ont leur contenu entièrement coloré en bleu foncé (Fig. XXX, p. 126) : ce sont les chloroplastes gonflés d'amidon au point de remplir complètement la cavité cellulaire qui ont fixé le réactif iodé (Fig. XXX, 6); aucune gouttelette ne se montre dans les cellules du tissu chlorophyllien de la coupe de feuille cueillie le soir;

b) Les tissus plus internes contiennent aussi de l'amidon également coloré en bleu et gonflant aussi des plastes incolores (Fig. XXX, A); mais les cellules vivantes renferment en outre des gouttes d'aspect huileux (ligne limitante d'un noir bien marqué), vivement colorées en rouge par le Soudan III. Ces cellules sont celles de l'endoderme, du périodesme et des rayons médullaires du liber et du bois;

c) Les tissus les *plus externes*, savoir : l'épiderme, non compris les cellules stomatiques et l'hypoderme subérifié, et les tissus les *plus internes*, savoir : le tissu subérifié interfasciculaire et les cellules bordant les canaux sécréteurs contiennent aussi dans leurs cellules des gouttelettes colorées en rouge par le Soudan III, *mais elles ne renferment jamais aucun grain d'amidon* (Fig. XXX, parties colorées en noir).

Une coupe transversale faite le lendemain *matin* à la même distance de la pointe, dans la feuille jumelle restée sur l'arbre et soumise aux mêmes réactifs, montre de notables différences *dans le tissu chlorophyllien* exclusivement; partout ailleurs, amidon et gouttelettes huileuses sont restées sans changement (Fig. XXX, C). Dans les rangées périphériques du tissu chlorophyllien, beaucoup de cellules n'ont plus leur contenu coloré par l'iode et ont, au contraire, des gouttelettes colorées par le Soudan; ces dernières sont toujours nettement distinctes des plastes, qui sont devenus moins volumineux, ne se touchent plus, ne sont plus uniformément colorés en bleu, mais montrent

une bordure jaunie par l'iode, avec parfois au centre un noyau légèrement bleui par ce même réactif (Fig. XXX, p. 126). Un examen même rapide montre que toutes les cellules de la couche périphérique du tissu chlorophyllien n'ont pas subi au même degré cette double modification : disparition quasi complète de l'amidon, apparition de gouttelettes colorables au Soudan III. En effet, on peut observer tous les passages entre les cellules où l'amidon est complètement résorbé et où un point bleu n'apparaît même plus au centre des plastes (Fig. XXX, 4), et celles où l'amidon gonfle encore les plastes remplissant entièrement la cavité cellulaire (Fig. XXX, 6); c'est ainsi qu'on voit des cellules où les plastes sont à demi dégonflés, mais encore entièrement colorés en bleu, qui présentent aussi à côté des gouttelettes colorées en rouge. Notons, du reste, que, même dans les plastes, où aucune couleur bleue n'apparaît plus, l'amidon peut tout de même exister; on le reconnaît par la méthode indirecte (p. 89), traitement par une solution aqueuse de potasse qui gonfle les plastes et les détruit, puis par l'acide acétique cristallisable, et enfin par l'iode en bleu; est souvent ainsi dans les cellules qui ne présentaient aucun plaste coloré en bleu par la méthode directe.

Il y a donc positivement dans le tissu chlorophyllien de la feuille du Pin une apparition et une disparition journalière de l'oléorésine, absolument comme pour l'amidon, mais se produisant en sens contraire; la nuit, il y a résorption de l'amidon et apparition de l'oléorésine; le jour, c'est l'inverse.

Ces phénomènes sont surtout accentués du côté de la face supérieure plane de l'aiguille, et principalement dans les cellules sous-stomatiques.

Ce balancement remarquable se présente avec sa netteté maximum dans la deuxième quinzaine de juillet. On voit alors que toutes les cellules vertes des feuilles adultes du Pin ont chaque soir leurs plastes gonflés d'amidon au point de remplir *entièrement* les cavités cellulaires; à ce moment, la coupe a sa zone externe *complètement bleuie par l'iode*

(Fig. XXXI, A, p. 133) et complètement dépourvue de coloration par le Soudan III (Fig. XXXI, B). Le lendemain matin, ces mêmes cellules et celles où l'amidon a disparu forment sur la coupe colorée par l'iode des taches claires, très nettes, s'enfonçant dans la masse des cellules bleues comme des découpures à l'emporte-pièce (Fig. XXXI, C). De même, à ce moment, les deux coupes, celle du soir et celle du matin, colorées seulement au Soudan III, montrent une différence tout aussi frappante : *aucune* cellule du tissu chlorophyllien de la coupe du soir ne possède de coloration rouge ; au contraire, dans la coupe du matin, nombre de cellules périphériques montrent (Fig. XXXI, D) des gouttelettes d'aspect huileux.

Ce balancement a lieu pendant toute la belle saison, mais la différence d'aspect entre la coupe du matin et celle du soir est moins tranchée aux autres périodes de l'été qu'elle ne l'est en juillet. Ce ne sont plus alors que des différences de degré dans la coloration bleue ou rouge, tandis qu'au moment indiqué, c'est une différence bien plus marquée : présence ou absence de la coloration rouge ou de la coloration bleue dans les cellules considérées ; c'est parce qu'à cette même époque l'amidon des feuilles présente son maximum d'abondance ; alors, la résorption nocturne se voit bien mieux.

5° Étude quantitative du contenu cellulaire.

Déjà des analyses de bourgeons frais récoltés en février (p. 128) ont été faites au laboratoire de l'Institut du Pin par MM. G. Dupont et Soum. Elles avaient montré la grande prépondérance des substances oléorésineuses acides ou neutres sur tous les autres constituants du contenu cellulaire.

J'ai entrepris, en collaboration avec mon collègue M. Fauconneau, des analyses quantitatives de feuilles venant d'être cueillies aux diverses phases de la végétation, en portant l'attention non plus spécialement sur l'amidon, mais sur les principaux constituants chimiques du contenu cellulaire, sucres, oléorésines acides et neutres, cires, cendres.

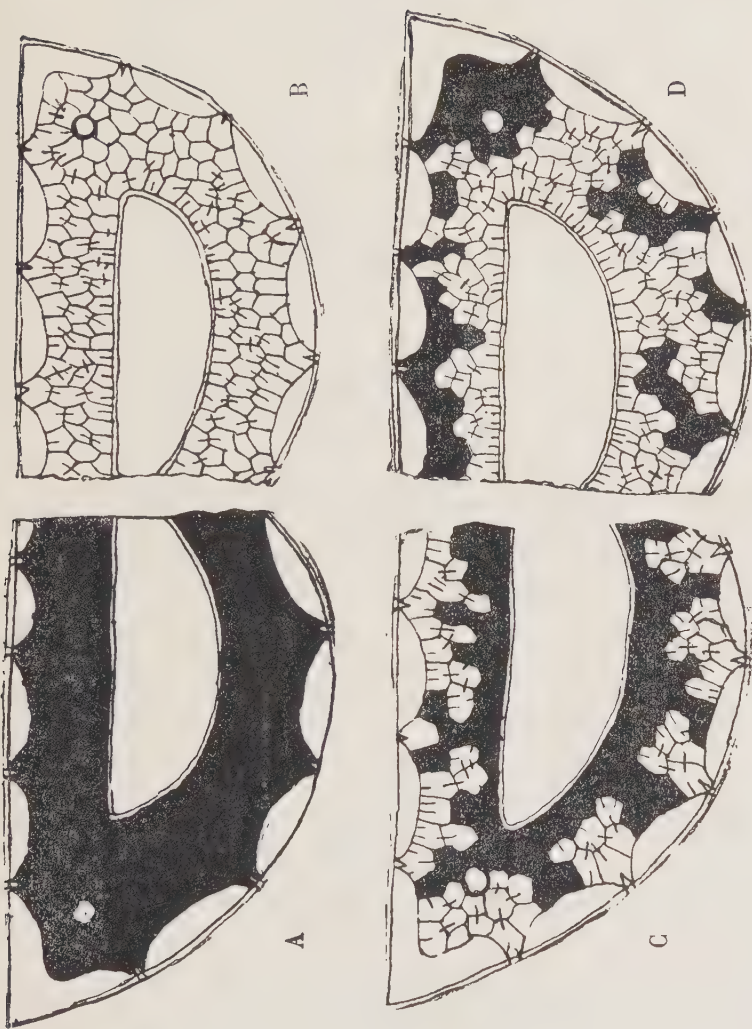


Fig. XXXI. — Coupes schématiques montrant la répartition de l'amidon et des oléorésines dans le parenchyme chlorophyllien de la feuille du Pin maritime en juillet.

A, B. Feuille cueillie le soir. — C, D. Feuille cueillie le matin. — A et C. Coupes colorées par l'eau iodée montrant les cellules bourrées d'amidon coloré sur la préparation en bleu foncé. — B et D. Coupes colorées par le Sudan III. En noir, les cellules riches en oléorésine, colorée sur la préparation en rouge vif.

La comparaison de ces quatre schémas montre que les régions riches en amidon (en noir, à gauche, A et C) sont précisément celles qui sont pauvres en oléorésines (en blanc, à droite, B et D).

Ces recherches ont été faites au laboratoire de M. Richard, professeur de chimie organique à la Faculté des sciences de l'Université de Bordeaux, à qui je suis heureux de témoigner ici ma respectueuse gratitude.

La méthode que nous avons suivie est basée sur les différences de solubilité des substances étudiées : les tanins et les sucres réducteurs sont solubles dans l'eau, les oléorésines neutres ou acides le sont dans l'alcool absolu et les cires le sont dans l'éther ordinaire.

Les feuilles préalablement broyées sont introduites dans un appareil à épuisement de Soxhlet, dans lequel on introduit 300 cc. d'eau, d'alcool ou d'éther, suivant les différentes phases de l'opération. On a eu soin de placer au milieu des feuilles broyées quelques feuilles intactes destinées à être débitées en coupes minces que l'on examinera au microscope.

Le chauffage a lieu selon le solvant, à feu nu ou au bain-marie, et chaque extraction porte sur une durée de huit heures.

On a utilisé des feuilles récoltées le même jour, mises en analyse moins d'une heure après avoir été cueillies, c'est-à-dire vivantes.

Voici, à titre d'exemple, la marche des opérations pour des feuilles cueillies le 27 février 1928; pour les autres, nous donnerons seulement les résultats numériques.

Extraction à l'eau. — 35 gr. 125 de feuilles broyées sont placées dans l'appareil à épuisement.

Après filtration, le liquide obtenu, de couleur rosée, a un goût amer et est légèrement acide. Une prise de 10 cc. nécessite, pour sa neutralisation, 4 cc. 5 de NaOH à $\frac{N}{10}$.

L'extrait sec a porté sur 100 cc. de liquide, que l'on place dans une capsule de platine et que l'on porte au bain-marie bouillant. Après six heures de chauffe, la capsule est essuyée et placée dans l'étuve à 105 degrés, puis refroidie dans un dessiccateur à acide sulfurique.

L'on s'assure que deux pesées faites à un quart d'heure d'intervalle n'accusent pas de variation sensible.

L'extrait sec ainsi obtenu est de 1 gr. 563, c'est-à-dire 4 gr. 689 pour le poids total des feuilles traitées, soit 13,35 p. 100 du poids des feuilles vivantes.

Par calcination au moufle, on obtient les cendres qui sont pesées et, par différence, le poids des matières organiques; les résultats de ces opérations sont les suivantes :

Les 4 gr. 689 d'extrait à l'eau sont composés de 4 gr. 470 de matières organiques, soit 12,73 p. 100 et 0 gr. 219 de cendres, soit 0,62 p. 100 du poids des feuilles vivantes.

D'autre part, le liquide obtenu réduisant la liqueur de Fehling, un dosage des sucres a été effectué. Les résultats sont naturellement exprimés en glucose, alors qu'il est bien certain que nous avons affaire à plusieurs sucres des groupes hexoses et pentoses.

Une prise de 100 cc. placée dans une fiole de 150-200 cc. est désacidifiée par le bicarbonate de soude déféquée par le sous-acétate de plomb, et décolorée par le noir animal; le dosage montre que les 4 gr. 470 de matière ne contiennent que 1 gr. 010 de sucres réducteurs exprimés en glucose, c'est-à-dire 22,6 p. 100 de la matière organique extraite par l'eau ou 2,87 p. 100 du poids des feuilles vivantes.

Après inversion par un acide dilué, les quantités des sucres trouvées restent sensiblement les mêmes, ce qui semble s'expliquer par le fait que l'extrait à l'eau a déjà été porté à l'ébullition pendant plusieurs heures en liqueur acide, ce qui a transformé en sucres réducteurs tout ce qui était saccharifiable.

Extraction à l'alcool. — On obtient après filtration un liquide de couleur verte due à la chlorophylle dissoute; l'extrait qui a porté sur 100 cc. pèse 0 gr. 335, soit 1 gr. 005 pour le poids total des feuilles, c'est-à-dire 2,92 p. 100 du poids des feuilles vivantes.

L'acidité de l'extrait à l'alcool que nous exprimons en

acides résiniques ($C^{12}H^{16}CO^2H = 302$) équivalent à 0 gr. 651 de ce dernier, soit 65 p. 100 du poids des substances dissoutes dans l'alcool. Le reste, soit 35 p. 100 de ce même poids, est formé par les substances oléorésineuses neutres signalées précédemment (p. 94), puisque la chlorophylle proprement dite est toujours en masse extrêmement faible dans les feuilles, et ici non dosable.

3° *Extraction à l'éther.* — Après filtration, la solution éthérée est placée dans un ballon taré; l'éther est évaporé; le ballon, séché à l'étuve à 105 degrés, accuse une augmentation de poids de 0 gr. 043, qui représente les substances cireuses. Elles constituent donc $\frac{0 \text{ gr. } 043}{35 \text{ gr. } 125} = 0,12$ p. 100, soit 12/10.000^e seulement du poids des feuilles vivantes.

En résumé, sur 100 grammes de feuilles vivantes, nous avons, suivant la date de la récolte et l'âge des feuilles :

	Jeunes feuilles.			Feuilles adultes.			
	3 mai.	16 juil.	1 ^{er} oct.	28 mars.	3 mai.	16 juil.	1 ^{er} oct.
<i>Extrait à l'eau :</i>							
Sucres avant inversion..	0,29	0,90	0,72	2,30	0,88	1,89	1,90
Sucres après inversion..	1,05	1,42	2,30	3,50	2,50	4,97	5,70
<i>Extrait sec</i>	3,39	9,46	9,90	15,57	7,84	17	11,70
<i>Extrait à l'alcool</i>	0,79	1,28	2,40	1,90	1,92	2,82	3,70
Acidité en acides résini- ques	0,58	0,86	1,50	0,70	1,24	1,34	1,51
Oléorésines neutres.....	0,21	0,42	0,90	1,20	0,68	1,48	2,19
<i>Extrait à l'éther</i>	0,10	0,02	0,51	1,11	0,14	0,04	0,51
<i>Cendres</i>	3,39	0,96	0,70	2,56	7,84	0,99	0,70

Remarques sur ces résultats :

I. — Pour les feuilles adultes, le rapport $\frac{\text{extrait à l'éther}}{\text{extrait à l'alcool}}$ est toujours faible, comme on l'a déjà vu pour les bourgeons (p. 158). Cependant, au début du printemps, ce rapport prend brusquement une valeur plus forte : $\frac{1,11}{1,90} = 0,54$, qui mérite d'être examinée de près.

Le moment où cette valeur est atteinte est précisément celui où les cellules, envahies par la sève montante, s'enrichissent beaucoup en substances dissoutes de toutes sortes, comme le montrent :

- 1° La valeur élevée prise par l'extrait sec : 15,57 p. 100 ;
- 2° Le contenu visqueux débordant des cellules dans les préparations microscopiques (Voir p. 118, fig. XXVII, 2).

Notons que ce moment correspond bien aux résultats de Lewis et Tuttle pour *Tsuga Canadensis* (Voir p. 87).

C'est le moment où nous pensons que se trouve dans les cellules la substance mère des produits oléorésineux.

II. — Tout faible qu'est l'extrait à l'éther, en dehors de l'exception précitée, il est encore plus élevé que la teneur en substances grasses du contenu cellulaire. En effet, les cires cuticulaires, qui sont à l'extérieur des cellules épidermiques, sont entraînées dans la lixivation à l'éther.

La preuve en est que les tronçons de feuille non broyés témoins, destinés à l'étude microscopique montrent, après l'épuisement à l'éther, que la cuticule de l'épiderme, si remarquablement développée chez la feuille du Pin, n'est plus colorée en rouge par le Soudan III. Il en est de même des revêtements internes du tissu subérifié profond.

III. — Les résultats numériques montrent ci-dessus que, au début de la végétation (période 28 mars-1^{er} mai), l'extrait sec, les sucres, les cires, les oléorésines neutres diminuent simultanément; *les acides résiniques, au contraire, augmentent et sont seuls à augmenter.* Plus tard, c'est l'inverse.

En outre : 1° Le rapport de diminution : $\frac{2,5}{3,5} = 0,71$ des oléorésines neutres et celui des hydrates de carbone solu-

bles saccharifiables $\frac{0,88}{1,20} = 0,73$ sont presque rigoureusement égaux.

2° Leur valeur commune se rapproche sensiblement de l'inverse du rapport d'augmentation $\frac{0,73}{1,24} = 0,6$ des acides résiniques.

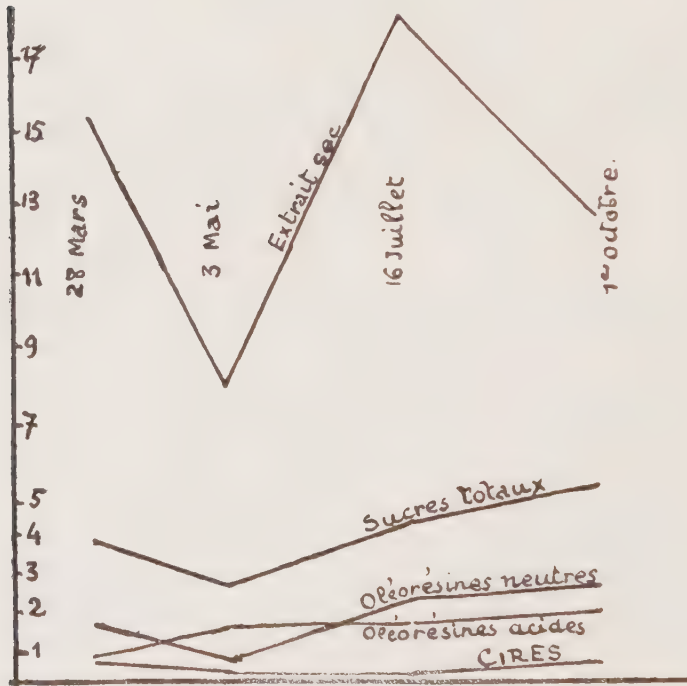


FIG. XXXII. — Graphique représentant les résultats des dosages effectués entre le 28 mars et le 1^{er} octobre pour l'extrait sec, les sucres, les oléorésines neutres, les oléorésines acides et les cires.

Ces résultats peuvent se représenter par des graphiques.

Ces tracés montrent pour les feuilles adultes que les hydrates de carbone saccharifiables, les cires, l'extrait sec et les oléorésines neutres ont des variations *concordantes*. Les acides résiniques seuls ont un tracé tout à fait différent, nettement antagoniste des quatre premiers au début

de la végétation et d'une remarquable stabilité durant tout l'été.

Quant aux graisses et cires, elles accusent une décroissance continue jusqu'à la mi-juillet, époque où elles atteignent une valeur très minime. Elles augmentent ensuite jusqu'au début de l'hiver.

En somme, au début de la végétation, période de grande activité des mutations de substances dans la feuille, la concordance des tracés des oléorésines avec ceux de l'extract sec, des sucres, des graisses, toutes substances utilisables par la cellule, appuie l'hypothèse que nous émettons : l'utilisation par la cellule des oléorésines neutres. On verra plus loin un autre argument en faveur de cette même hypothèse.

IV. — On pourrait se montrer surpris que les *hydrates de carbone* puissent être en variation concordante avec les oléorésines intracellulaires neutres dans la variation saisonnière, alors qu'il y a variation antagoniste ou balancement dans la variation journalière entre les oléorésines neutres intracellulaires et l'*amidon*. N'y a-t-il pas là une contradiction ?

Nullement ; deux variations parallèles peuvent fort bien être antagonistes si elles sont à marche sinusoïdale et si les maxima de l'une sont synchrones des minima de l'autre. Or, c'est quelque chose d'analogue qui se produit justement dans les *oscillations* de l'*amidon* et de l'oléorésine le jour et la nuit dans le tissu chlorophyllien.

Malheureusement, les dosages des feuilles cueillies le matin et d'autres feuilles cueillies le soir ne donnent pas de différences appréciables ; l'analyse microscopique a une sensibilité que l'analyse chimique n'atteint pas encore.

V. — Dans l'intervalle de temps (23 mars-3 mai), le contenu des canaux sécréteurs a *augmenté son acidité à peu près exactement dans la même proportion* $\frac{124}{70}$ *où la substance oléorésineuse neutre a diminué dans l'intérieur des cellules* $\frac{120}{68}$. De plus, la valeur globale de l'extract à l'alcool

n'a pas varié; donc, on est bien en droit de conclure que toute la substance neutre disparue des cellules devient acide dans les canaux. Il y a là une confirmation numérique intéressante du fait signalé plus haut, avec cette précision nouvelle que tout le contenu acide des canaux sécréteurs des feuilles provient de la transformation de la substance mère intracellulaire neutre.

6° Gouttelettes intracellulaires acides.

La sécrétion oléorésineuse dans le Pin maritime comporte, on l'a vu, deux substances bien distinctes :

L'une, acide, contenue surtout dans l'intérieur des canaux ;

L'autre, neutre, répandue surtout dans les cellules ;

Cette répartition générale comporte une exception dans la tige; les gros canaux sécréteurs de la région cortico-libérienne ont très souvent leur contenu neutre (1).

Nous avons aussi constaté dans la feuille une exception à la règle énoncée ci-dessus :

En général, l'acétate de cuivre dissous dans l'eau, absorbé par la section des feuilles coupées, colore vivement en vert émeraude le contenu des canaux sécréteurs et en jaune brun le contenu des cellules. Il se forme dans les cellules, dont le contenu est *basique*, très probablement un précipité de cuivre métallique très tenu qui donne cette coloration jaune.

Dans les canaux sécréteurs, dont le contenu est acide, formé en grande partie par des acides résiniques, il se forme un résinate de cuivre ou savon cuivrique vert émeraude. Tel est le cas général.

Pourtant, dans des conditions qu'il ne nous a pas été malheureusement possible de reproduire expérimentalement, les gouttelettes intracellulaires, au lieu d'être neu-

(1) Devaux et Bargues, *loc. cit.*

tres, sont acides et se colorent par l'acétate de cuivre en vert.

Des branches feuillées, cueillies le 14 mai 1928 et maintenues section dans l'eau devant la fenêtre du laboratoire, sont mises, le 20 mai, section dans la solution saturée d'acétate de cuivre dans l'eau distillée; quarante-huit heures après, des coupes faites dans ces feuilles montrent que :

1° Les canaux sécréteurs du parenchyme chlorophyllien et ceux du périderme sont vivement colorés en vert émeraude;

2° Toutes les cellules de la feuille ont leur contenu coloré en jaune brun;

3° Dans quelques cellules du tissu chlorophyllien tranchant nettement sur la couleur jaune du contenu, des gouttelettes sont vivement colorées en vert un peu jaunâtre; elles sont acides; si leur coloration n'est pas identique à celle des canaux sécréteurs qui est franchement vert émeraude, c'est que, au-dessous de ces gouttes, dans la préparation, se trouve toute l'épaisseur du contenu cellulaire coloré en jaune; les deux couleurs se superposent; par transparence, pour le regard de l'observateur, et au microscope l'aspect de ces gouttes est plus jaune que celui du contenu des canaux. Mais il est bien probable que c'est la même substance.

Donc, dans ces conditions, la transformation de la substance neutre intracellulaire en substance acide, qui, d'ordinaire, ne se fait qu'au passage dans la cavité des canaux sécréteurs, se fait ici dans la cellule elle-même.

7° Rôle possible des substances oléorésineuses.

Il résulte de nos observations que ces substances présentent des variations :

1° Variations journalières, en balancement évident avec celle que subit le contenu amylicé, au moins dans les cellules chlorophylliennes;

2° Variations saisonnières, en concordance avec le con-

tenu total sucré et les substances minérales dissoutes formant l'extrait sec.

Il s'agit d'interpréter ces faits et les suivants, bien connus des techniciens.

Lorsqu'on abat un Pin maritime, la souche restée en terre ne meurt pas tout de suite ; elle continue même à vivre plusieurs années (ce qui n'est pas spécial au Pin maritime), bien que le tronçon de tige ne donne aucune repousse. Et si l'on traite la souche déracinée, au bout de quelque temps, on s'aperçoit qu'elle contient plus de produits oléorésineux qu'une souche venant d'être arrachée immédiatement après l'abatage et distillée aussitôt (1).

La souche vivante restée en terre s'est donc enrichie en produits oléorésineux.

Ceci prouve que ce n'est pas uniquement par photosynthèse, et par conséquent dans les organes verts exposés à la lumière (théorie de Tschirch et de Hannig (2), que se forment en premier lieu les oléorésines.

Tel est un premier fait laissé jusqu'ici sans explication satisfaisante par les théories actuelles de la sécrétion oléorésineuse. Deux autres, non moins connus des techniciens, sont relatifs à l'utilisation de la sécrétion par l'arbre et au déterminisme de sa production. En effet, on s'est, depuis longtemps, posé la question :

La gemme — l'oléorésine — est-elle utile au Pin ? Est-ce une sécrétion utilisable par lui ou une simple excrétion inutile ?

A ceci répondent, chacun dans leur sens, des faits de prime abord contradictoires. La sécrétion initiale, normale, dite « primaire », dans la plante intacte, a paru jusqu'ici de peu d'utilité ; peut-être n'a-t-on pas suffisamment serré la question de près. La sécrétion dite « secon-

(1) On verra plus loin que, même mortes, les souches sont le siège d'un enrichissement très considérable en produits résineux.

(2) Louis Genevois, *Recherches sur la formation de la résine dans les aiguilles de conifères*, Bulletin de l'Institut du Pin, 24 mai 1926.

daire », qui se fait après des blessures, la seule exploitée, s'écoule en quantités très notables, sans dommage apparent pour l'arbre, ce qui a pu faire supposer que l'oléorésine n'était d'aucune utilité pour lui en dehors d'un rôle balsamique cicatrisant pour les lésions artificielles dont on le blesse (1).

En réalité, cette conclusion est contredite par le fait bien connu que si on le résine trop abondamment, on le « saigne à mort », comme disent justement les résiniers; le Pin meurt, en effet; aussi, ne le fait-on qu'aux arbres marqués pour l'abatage. Pour tous les autres, on se garde bien de dépasser une certaine limite reconnue, pratiquement, pour dangereuse.

En résumé, il y a donc à expliquer les faits suivants :

- a) Le rôle des blessures;
- b) L'antagonisme d'évolution entre oléorésine et amidon;
- c) Le problème de la souche enrichie en résine;
- d) Le dépérissement mortel des pins trop résinés.

a) *Rôle des blessures.* — On sait que pour réagir aux blessures, les cellules voisines de la surface blessée se multiplient et subérifient leur membrane (liège cicatriciel, lenticelles). Or, il faut remarquer que la subérine présente certains points de ressemblance avec les oléorésines. Dès lors, ne pourrait-on voir quelque analogie entre la sécrétion secondaire de la gemme après blessure et la production de subérine dans la cicatrisation? La cicatrisation avec

(1) Les blessures produites par certains insectes : piqûres des pucerons sur les parenchymes, galeries de larves xylophages dans le bois, ont sur la sécrétion oléorésineuse un effet stimulant analogue à celui de la « carie » des gemmeurs; elle occasionne un abondant afflux de gemme à l'endroit lésé; cette gemme, oxydée à l'air, se prend en masse d'aspect quelque peu distinct de celui de la térébenthine ordinaire; les techniciens lui donnent le nom de « résine de barbeau » (dans le langage des campagnes girondines, tout insecte est appelé barbeau). Et la croyance populaire attribue à cette « résine de barbeau » des propriétés thérapeutiques merveilleuses.

production de nouveaux tissus par une véritable assise génératrice serait un cas plus compliqué de réaction aux blessures. La production secondaire d'oléorésine serait un phénomène plus simple, mais se rattachant comme le premier aux processus généraux de la cicatrisation végétale.

b) *Antagonisme d'évolution entre amidon et oléorésine et mort des pins trop résinés.* — Cet antagonisme se constate par les faits précédemment exposés :

α. Variations diurne et nocturne dans les assises du tissu chlorophyllien : augmentation de l'amidon pendant le jour et résorption concomitante de l'oléorésine avec phénomènes inverses pendant la nuit;

β. Non-production d'amidon et production exclusive d'oléorésine par les cellules de certains tissus : épiderme, sclérenchyme hypodermique, cellules des canaux sécréteurs et du tissu subérifié interfasciculaire.

La première explication qui vient à l'esprit pour rendre compte des variations diurnes peut s'exprimer sous cette forme simple : l'amidon élaboré pendant le jour se transforme la nuit en oléorésine et l'oléorésine élaborée pendant la nuit se transforme le jour en amidon. Autrement dit, *l'oléorésine serait une substance de réserve participant aux mutations.* Ainsi s'expliquerait non seulement la variation diurne, mais aussi le dépérissement des pins trop résinés.

c) *Problèmes de la souche.* — Restent les problèmes de la souche. L'accumulation excessive de l'oléorésine, dans ce cas, coïncide avec la suppression des hydrates de carbone venant de la tige et des feuilles. Nous serions porté à penser que tous les tissus vivants du Pin élaboreraient continuellement pendant la période de vie active (mars-octobre) de l'oléorésine ou plutôt sa substance-mère ($C^{10}H^{16}O$). Cette substance pourrait être employée pour la croissance et la nutrition, mais non quand elle est seule; il faudrait, pour qu'elle puisse être utilisée comme aliment, la présence simultanée d'hydrates de carbone. Ce serait seulement un aliment accessoire n'entrant que par entraînement dans le métabolisme.

d) *Transformation en résine de la membrane et du contenu cellulaire. Résinose.* — Les souches restées en terre après l'abatage des Pins, on vient de le voir, peuvent vivre quelque temps et s'enrichir en produits résineux. Ou bien ces souches meurent, et alors deux cas peuvent se présenter : le plus souvent, elles s'altèrent peu à peu, pourrissent et transforment tous leurs constituants en produits humiques, mais aussi quelquefois elles se transforment en *bois gras*, en s'enrichissant énormément en résine (jusqu'à 40 p. 100) (1).

Deux nouvelles transformations viennent d'être reconnues par MM. G. Dupont et J.-M. Soum (2) dans les souches.

Le premier de ces phénomènes est la transformation des contenus cellulaires en un carbure très différent de la résine, le *Rétène*, avec conservation des propriétés chimiques des membranes cellulaires.

Le deuxième est la transformation des constituants du bois, lignine et spécialement cellulose en résine : c'est la *résinose*.

Voici comment les auteurs exposent ce dernier fait :

« Le bois qui a subi cette transformation est devenu une masse plastique qui se pétrit sous les doigts et fond dans un tube à essai chauffé. Si la transformation est très ancienne, le bois a l'aspect extérieur du bois pourri; il est jaune brun, friable, mais s'agglomère sous les doigts et fond plus ou moins complètement par la chaleur.

» Ce bois pourri est devenu extraordinairement riche en produits résineux, jusqu'à 80 p. 100 pour le bois sec. *La cellulose a disparu* et la lignine ne possède plus ses caractères habituels; elle ne donne plus les réactions colorées

(1) G. Dupont et Michaud, *Les résines et les huiles extraites du bois de Pin maritime*, Chimie et Industrie, IV^e Congrès, Bordeaux.

(2) G. Dupont et J.-M. Soum, *Sur les transformations subies par le bois des souches de Pin dans le sol après l'abatage de l'arbre*, Procès-verbaux des séances de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux, 1927-1928.

habituelles et ses propriétés se sont rapprochées de celles des acides humiques.

» Au point de vue théorique :

» Ce qui précède confirme ce que nous pensions déjà ; la formation des produits résineux dans le pin ne suppose pas l'élaboration exclusivement par les feuilles d'une matière-mère spéciale ; cette matière-mère est produite aux dépens des éléments normaux du bois et il semble que ce soit ici uniquement à partir des hydrates de carbone (de la cellulose de la souche). »

Cette transformation tout à fait anormale d'hydrates de carbone « $(C^6H^{10}O^5)^n$ » en terpènes $C^{10}H^{16}$ ne peut s'expliquer que par l'action d'une diastase réductrice, la *résinase*...

» D'où vient cette diastase ? On peut admettre, ou bien qu'elle est sécrétée par la cellule sous l'effet de l'excitation produite par le champignon (1), ou bien qu'elle est sécrétée par le champignon lui-même.

» La première hypothèse est la plus satisfaisante pour l'esprit, car elle permet de concevoir sous son aspect général la production de résine dans l'arbre ; on comprend très bien avec cette théorie la formation pathologique de la résine dans les cellules voisines de la carie sous l'effet de la *résinase* produite par les cellules blessées » (2).

Ce fait pourrait aussi permettre d'envisager la sécrétion de cette résinase par les cellules vivantes, dans certains cas, et la transformation de l'amidon en oléorésine, que nous n'osions supposer, pourrait bien être la véritable cause du balancement signalé précédemment (V. p. 99). En outre, les phénomènes diastasiques étant souvent réversibles, la transformation inverse d'oléorésine en hydrates de carbone pourrait aussi se produire dans les cellules

(1) On trouve dans les souches grasses de nombreux filaments mycéliens cloisonnés ; des essais d'ensemencements ont été commencés par mon collègue, M. le docteur Boyer.

(2) G. Dupont et J.-Marcel Soum, *loc. cit.*

vivantes, et le rôle des oléorésines neutres intracellulaires dans les mutations recevrait, de ce chef, une nouvelle confirmation.

CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE

1. Outre l'oléorésine acide des canaux sécréteurs, seule sécrétion connue jusqu'à nos travaux publiés en collaboration avec M. le professeur Devaux, il existe dans le Pin maritime une sécrétion oléorésineuse neutre.

2. Cette sécrétion neutre est de beaucoup la plus abondante puisque :

a) Elle est produite, en tous temps, par toutes les cellules vivantes de la feuille, de la tige et de la racine, à de rares exceptions près ;

b) La sécrétion acide provient de la transformation d'une partie seulement de la substance neutre qui a voyagé de cellule à cellule jusqu'aux canaux sécréteurs ; c'est au passage dans ces derniers que la transformation acide se produit. La substance-mère des oléorésines prévue par M. Dupont est probablement cette oléorésine neutre elle-même.

3. Physiologiquement, la sécrétion neutre est aussi la plus importante, car la portion de cette substance qui reste dans les cellules y est certainement utilisée, comme le montrent :

a) La résorption diurne de l'oléorésine, dans les cellules où la provision d'amidon augmente, résorption qui va jusqu'à la complète disparition au maximum d'été dans les cellules vertes profondes ;

b) La résorption de l'oléorésine neutre au moment de l'apparition de l'amidon au printemps ;

c) La concordance des variations quantitatives de l'oléorésine neutre avec celles des substances dont l'utilisation par les cellules est absolument hors de doute : les matières minérales formant les cendres, les sucres.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. — Morphologie.

Au point de vue morphologique, nous avons constaté les faits suivants :

1. Il y a sept formes de feuilles végétatives sur le Pin maritime : trois en aiguilles, trois en écailles, une intermédiaire entre l'aiguille et l'écaille.

2. Les structures de ces diverses feuilles diffèrent notablement, mais montrent des passages progressifs entre les unes et les autres. Par des mutilations appropriées, on peut provoquer la transformation en aiguilles plus ou moins élargies, mais vertes, des écailles membraneuses, et les feuilles ainsi obtenues se montrent éparses sur le tige, comme les feuilles primordiales ; mais elles diffèrent très notablement de ces dernières qui ne reparaissent réellement jamais.

3. FEUILLES FASCICULÉES. — (a) *Écorce*. — Le parenchyme chlorophyllien des feuilles fasciculées est formé de cellules ramifiées à digitations soudées entre elles ; les membranes mitoyennes voisines constituent par leur soudure les lames qui semblent s'enfoncer dans les cavités cellulaires et qui sont décrites d'ordinaire sous le nom de « replis internes » ; ce sont de *faux replis*, simulés par les surfaces de soudure de digitations qui sont, au contraire, *vraiment externes*.

4. (b) Ce tissu chlorophyllien, qui semble massif en coupe transversale, est réellement très *spongieux* quand on le regarde sur des coupes longitudinales radiales ou tangentielles. Dans ces coupes, on voit des méats tellement considérables qu'on pourrait tout aussi bien les appeler des

lacunes; en effet, elles atteignent toute la largeur de la feuille en coupe tangentielle et sont deux ou trois fois plus longues que les cellules en coupe radiale.

Le tissu chlorophyllien est donc disposé en lames transverses d'une seule épaisseur de cellules séparées les unes des autres par ces lacunes.

5. (c) *Endoderme*. — L'endoderme, très nettement différencié, comme on le sait, dans la feuille du Pin, diffère cependant des endodermes normaux en ce que ses membranes radiales ne sont pas du tout subérifiées; elles sont seulement lignifiées. Ce fait est important, car il se retrouve chez toutes les Gymnospermes examinées par nous.

6. (d) *Péridesme*. — L'ensemble des tissus enveloppés par l'endoderme et entourant les faisceaux libéro-ligneux, qui porte ce nom de péridesme, est formé de deux sortes d'éléments : les uns vivants, à membrane pectosique sans ponctuations aréolées; les autres morts, à membrane lignifiée et possédant des ponctions aréolées.

Ce tissu singulier, sur lequel on a tant discuté, est bien du bois centripète comme le montre son développement, non seulement dans les feuilles fasciculées, mais aussi et surtout dans le cotylédon.

7. (e) *Méristèle*. — La méristèle de la feuille du Pin est, comme on le sait, formée de deux faisceaux libéro-ligneux. J'ai découvert qu'il existe toujours autour de chaque faisceau une gaine incomplète de *tissu subérifié*; les deux gaines subéreuses se rejoignent entre les deux faisceaux, dont elles remplissent tout l'intervalle. Au contact du bois primaire, la gaine subéreuse se creuse de lacunes longitudinales jouant le rôle de réservoirs de sève.

8. (f) Le tissu subéreux profond de la méristèle, découvert chez le Pin maritime, existe chez les vingt-six autres espèces de Pins examinées à ce point de vue, ainsi que dans toutes les autres espèces examinées appartenant aux six genres de la famille des Abiétacées. C'est là vraisemblablement un caractère nouveau de cette famille.

II. — Physiologie.

Au point de vue physiologique, nous avons étudié l'évolution de l'amidon et celle des oléorésines.

A. — ÉVOLUTION DE L'AMIDON.

9. L'amidon ne se forme jamais en dehors des plastes, ce qui est conforme à la règle générale.

10. Les cellules très sclérifiées des tissus les plus extérieurs (épiderme, sauf les cellules stomatiques et hypoderme) et les cellules subérifiées et lignifiées contenues dans la méristèle, sont toujours dépourvues d'amidon. Toutes les autres cellules vivantes contiennent de l'amidon en été.

11. La teneur en amidon des cellules varie selon l'âge des feuilles, les saisons, l'alternance du jour et de la nuit, les conditions expérimentales (température, éclaircissement, alimentation par des solutions sucrées).

12. Il est difficile de faire disparaître l'amidon dans les feuilles pendant l'été et impossible de l'y faire reparaitre pendant l'hiver.

La teneur en amidon varie aussi (comme on va le voir) avec le contenu oléorésineux des cellules.

B. — LES SÉCRÉTIONS OLÉORÉSINEUSES DANS LA FEUILLE.

13. Contrairement à l'opinion admise, toutes les cellules vivantes de la feuille du Pin maritime produisent en tout temps de l'oléorésine (épiderme, hypoderme, parenchyme chlorophyllien, cellules formant les canaux sécréteurs, endoderme, cellules vivantes du périderme, tissu subérifié profond, rayons médullaires).

14. Ces oléorésines représentent deux sortes de substances : l'une déjà connue, localisée dans les canaux sécréteurs : elle est de nature acide ; l'autre, non décrite jusqu'ici, est répandue en abondance dans toutes les cellules vivantes de la feuille : elle est neutre.

15. La sécrétion neutre n'est pas un corps gras, ni une cire, c'est bien une oléorésine en effet :

a) L'alcool absolu et l'acide acétique cristallisable, qui dissolvent les oléorésines et non les graisses, les dissolvent entièrement ;

b) L'analyse chimique des feuilles donne une proportion d'oléorésines neutres devant laquelle les cires, et éventuellement les autres corps gras, sont vraiment négligeables.

C. — ÉVOLUTIONS DE L'OLÉORÉSINE ET DE L'AMIDON EXAMINÉES
COMPARATIVEMENT.

16. L'oléorésine neutre apparaît toujours dans le cytoplasma, mais vers la périphérie, très près de la paroi cellulaire, dans la région périplasmique. Elle est d'abord constituée par de très fines gouttelettes qui confluent en grossissant et peuvent arriver à former des masses volumineuses remplissant plus ou moins complètement la cellule.

17. La quantité d'oléorésine neutre contenue dans les cellules varie du reste sans cesse. Elle présente un maximum extraordinaire, mais très fugitif au premier printemps, et un minimum bien plus prolongé au milieu de l'été.

Le maximum fugitif du printemps ne dure que quelques heures, à peine un ou deux jours tout au plus. Alors, les cellules ont un contenu oléorésineux surabondant, sans traces d'amidon. Puis, brusquement, l'amidon apparaît, et en même temps l'oléorésine diminue très fortement. Cette diminution persiste, elle produit le minimum qui a lieu au milieu de l'été, alors qu'au contraire l'amidon atteint son maximum le plus élevé. En automne, quand l'amidon diminue jusqu'à disparaître, l'oléorésine, au contraire, augmente et se montre seule en hiver à l'intérieur des cellules. Il existe donc un balancement saisonnier entre l'oléorésine neutre et l'amidon : quand l'un augmente, l'autre diminue.

18. Ce balancement n'a du reste lieu qu'à l'égard de l'amidon, car la proportion des autres hydrates de carbone varie au contraire dans le même sens que celle de l'oléorésine neutre. Elle part d'un maximum au début du printemps pour diminuer jusqu'à un minimum au milieu du printemps et augmenter de nouveau dans la suite. C'est ce que démontrent les analyses globales des feuilles faites à ces différentes époques de l'année.

19. Ces divers faits prouvent que l'oléorésine neutre du Pin maritime se comporte tout à fait comme une réserve nutritive analogue aux hydrates de carbone. Il n'en est pas de même des oléorésines acides, car celles-ci augmentent sans cesse dans la feuille, comme le montrent les analyses; les oléorésines acides constituent donc de véritables *excreta*.

20. C'est la première fois, à notre connaissance, qu'est présentée la notion de l'oléorésine matière de réserve capable de générer des hydrates de carbone. Les nouvelles données acquises par les chimistes ne sont au surplus nullement opposées, bien au contraire, à cette manière de voir. Et un fait singulier, signalé par MM. Dupont et Soum, plaide dans le même sens : c'est la « résinose » où les hydrates de carbone de la membrane du bois de certaines souches de Pin sont entièrement métamorphosés en résine.

VU : Pour le Doyen,
L'Assesseur,

A. RICHARD.

VU : *Le Président de la thèse*,

H. DEVAUX.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Bordeaux, le 7 mai 1929.

Pour le Recteur :

Le Vice-Président du Conseil de l'Université,

L. PICART.

BIBLIOGRAPHIE

- ACTON (F. Hamilton). — The assimilation of carbon by green plants from certain organic compounds. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1889.
- AMBARD (Léo). — Fixation de l'amylase par l'amidon cru. *C. R. Société biologie*, t. LXXXIII, 1920, p. 1458.
- BARRAUD (M^{lle} H.). — Contribution à l'étude des essences de térébenthine. Cadoret, Bordeaux, 1928.
- BELZUNG. — Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. *A. S. N. B.*, 1887.
- Marche totale des phénomènes amylo-chlorophylliens. *J. de B.*, 1895.
- BERNARD (Ch.). — Le bois centripète dans les feuilles de conifères. *Beihefte zum. Botan. Centralblatt.*, t. XVII, p. 241, 1904.
- Le bois centripète dans les bractées et les écailles des conifères. *Beih. zum. Botan. Centralblatt.*, 1907, Bd XXII; Heft 1, 211-244.
- BERTRAND (C.-E.). — Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les gnétacées et les conifères. *A. S. N. B.*, 1874, t. XX, 5^e série.
- BOHM. — *Berichte der chemische Gesellschaft*, 1877.
- *Botanische Zeitung*, 1883.
- BONNIER (G.). — Influence de la lumière continue sur la forme et la structure des plantes. *R. G. B.*, 1896.
- BONNIER (G.) et MANGIN (L.). — Recherches sur la respiration séparée de l'action chlorophyllienne. *A. S. B. F.*, 1888.
- BOKORNY. — Ueber kohlenauresassimilation. *Biologische Centralblatt*, 1892.
- BOSE (Jaghadis Chunder). — L'ascension de la sève et la pulsation chez les arbres. *R. G. B.*, t. XXXVI, p. 379, 1924.
- BOUSSINGAULT. — Rapport entre le volume de l'acide carbonique et celui de l'oxygène mis en liberté. Études sur les fonctions des feuilles.
- CARRIÈRE (E.-A.). — Traité général des conifères, 1855.
- CHAUVEAUD. — Recherches sur les tissus transitoires des plantes vasculaires. *A. S. N. B.*, 9^e série, XII, 1905.

- CHAUVEAUD. — Du double faisceau foliaire chez les Pins et les Sapins. *A. S. N. B.*, 8^e série, IX, p. 335, 1904.
- CHALON. — Botanique expérimentale.
- COUPIN, JODIN et DAUPHINÉ. — Atlas de botanique microscopique. Vigot, Paris, 1908.
- COMBES (Raoul). — La vie de la cellule végétale.
- DAGUILLON. — Recherches sur les feuilles des conifères. *R. G. B.*, 1890.
- Observations morphologiques sur les feuilles des cupressinées. *R. G. B.*, 1899, p. 162.
- D'ARBAUMONT. — Évolution de la chlorophylle et de l'amidon dans la tige de quelques végétaux ligneux. *A. S. N. B.*, 1901.
- DEVAUX (Henri). — Recherches sur les lenticelles. *Annales des Sc. nat. bot.*, t. XII.
- DUFRENOY (Jean). — Pine needles. Their significance and history. *The Botanical Gazette*, vol. LXVI, n° 5, novembre 1918.
- Les tumeurs des résineux. Thèse Sc. nat., Paris, 1924.
- DUFOUR (L.). — Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. *A. S. N. B.*, 1887.
- DUPARQUE (A.). — La composition chimique des substances végétales et des houilles. Le rôle des substances végétales dans la formation de la houille. *Annales de la Société géologique du Nord*, séance du 15 décembre 1926.
- Les corps résineux de la houille. *Ibid.*, séance du 19 janvier 1927.
- DUPONT (Georges). — Les constituants acides des résines conifères. *Bull. de la Soc. chimique de France*, mai 1923.
- GAUBA (E.). — Beiträge zur biologische Anatomie des Koniferenblattes. *Biol. generalis*, 1926, II, p. 331-337.
- GUILLIERMOND et MANGENOT. — Note sur l'autoplastenkret et sur le mesekret d'Arthur Meyer. *C. R. des séances de la Soc. de biologie*, 11 juin 1923.
- Observations cytologiques sur le mode de formation des essences. *C. R. des séances de la Soc. de biologie*, 1^{er} août 1923.
- HABERLANDT. — Influence du froid sur les grains de chlorophylle. *R. G. B.*, 1877.
- HANAUSEK. — Program der K. K. Staats Realschule auss Schottenfelde. Wien, 1886.
- KAUFFMANN et FRIEDEBACH. — Les cires d'aiguilles de Pin. *Bulletin de la Soc. chim. de France*, 1922, p. 1550.
- KENE. — Deutsche dendrologie, 1923.
- KNY. — Botanische Wandtafelnt. Berlin, 1874.
- LALANNE. — Structure des feuilles hibernantes. *Annales de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 1891.

- LAURENT (Émile). — Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens de solutions organiques. *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, 1888.
- LAURENT (Jules). — Recherches sur la nutrition hydrocarbonée des plantes vertes. *R. G. B.*, 1904.
- Absorption des hydrates de carbone par les racines. *C. R. A. S.*, 1898.
- LAURENT (J.) — Recherches sur la feuille du *Pinus monophylla*. *R. G. B.*, 1926.
- LECLERCQ (M^{lle} le docteur Suzanne). — Les végétaux à structure conservée du terrain houiller belge. Feuilles et racines des cordaïtales des Coal ball de la couche de Bouxharmon. *Annales de la Soc. géol. de Belgique*, 1927-1928.
- LECLERCQ DU SABLON. — Recherches sur les matières de réserve des arbres. *R. G. B.*, 1902.
- LEWIS (F.-J.) et TUTTLE (G.-M.). — Sur les phénomènes concernant les variations saisonnières de l'organisation des cellules foliaires chez le *Picea canadensis* (Mill). *New Physiologist*, XXII, 1923.
- LUBIMENKO. — Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes. *R. G. B.*, 1905.
- Action directe de la lumière sur les sucres absorbés par les plantules de *Pinus pinea*. *C. R. A. S.*, 1908.
- MAIGE (A.). — Amylogénèse et amylolyse dans les cellules végétales. *Bulletin de la Société de chimie physiologique*, 1928.
- MAIGRE (E.). — Le problème du géotropisme et la théorie des statolithes. *R. G.*, 1909.
- MARRASSÉ (L.). — L'hexaméthylène tétramine et l'aldéhyde formique sont réellement un aliment pour le haricot. *C. R. A. S.*, 8 avril 1929.
- MELITON-PHILIA (G.). — Contribution au problème de l'amidon. Thèse Genève, 1925, n° 756.
- MER (E.). — Variation de la réserve amylacée des arbres aux diverses époques de l'année. *B. S. B. F.*, 1898.
- MAZÉ. — Assimilation des hydrates de carbone dans les végétaux supérieurs. *C. R. A. S.*, 1899.
- MAZÉ et PERRIER. — Recherches sur l'utilisation de quelques substances ternaires. *Annales de l'Institut Pasteur*, 1904.
- MEYER (Arthur). — Morphologische und physiologische analysen den zellen.
- MICHEL-DURAND (E.). — Variation des substances hydrocarbonées dans les feuilles. Thèse Paris, 1917.
- MOLISCH. — Mikrochemie der Pflanze. Fischer, Iéna, 1923.

- MOLLER. — Mittheilung der K. K. Forestl. Versuchleit für Oesterreich. III, Heft.
- MOLLIARD (M.). — Modifications sexuelles chez le *Picea morinda*. *R. G. B.*, 1914.
- Action morphogénique de quelques substances sur les végétaux supérieurs. *R. G. B.*, 1907.
- MONTEMARTINI. — Sul' l'influenza di atmosfere riche di brosside de carbonio sopra li sviluppo e la struttura delle foglie. *Atti del Real Institute botanico di Parme*, 1892.
- MORLET (G.). — Les conifères. Goin, Paris, 1878.
- MOUILLEFERT. — Arbres et arbrisseaux. Klagsieck, Paris, 1892-1898.
- NICOLAS (E. et G.). — L'action de l'hexaméthylène tétramine sur les végétaux supérieurs. L'influence de l'hexaméthylène tétramine et de l'aldéhyde formique sur la morphologie interne et sur le chimisme du haricot. *C. R. A. S.*, 5 février 1923.
- Nouvelles observations sur l'influence de l'hexaméthylène tétramine et de l'aldéhyde formique sur le haricot, ajoutés à faible dose au milieu de Knop. *Ibid.*, 19 novembre 1923.
- L'hexaméthylène tétramine est bien un aliment pour les végétaux. Nouvelles recherches sur le haricot et mout. blanche. *Ibid.*, 16 mars 1925.
- PFEFFER. — Pflanzenphysiologie.
- SACHS. — Traité de botanique, traduit par Ph. Van Tieghem. Savy, Paris, 1874.
- SANS. — Sur une réaction colorée de la colophane. Feret, Bordeaux, 1909.
- SCHNEIDER (W.). — Vergleichend morphologische Untersuchung über die Kurztriebe einiger Arten von Pinus. *Flora*, 1912-1913, t. CV, p. 385-446.
- STRASBÜRGER. — Das Botanische practicum. Traduction française par J. Godfrin. J. Savy, Paris, 1886.
- Ueber der Bau und die Verichtungen der Leintungsbanchen in der Pflanzen. Iéna, 1894.
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Traité de botanique.
- Structure et affinités des *Stachycarpus*. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXVIII, 1891, p. 162.
- Structure et affinités des *Abiès* et des genres les plus voisins *Ibid.*, p. 406.
- Sur la structure primaire et les affinités des Pins. *Journal de bot.*, 16 août et 1^{er} septembre 1891.
- TSCHIRCH. — Die Harze und die Harzehalter. Leipzig, 1906.
- ZWEIBAUM (J.). — Sur la coloration des graisses dans la cellule vivante. *C. R. séances de la Société de biologie*, 11 juin 1923, p. 254.

ZWEIBAUM (J.). — Sur l'utilisation du mélange Nadi et du bleu d'indophénol formé *in vitro* en technique histologique. Coloration vitale et postvitale des graisses. *Ibid.*, 11 juin 1923, p. 256.

ZWEIBAUM (J.) et MANGENOT (G.). — Application à l'étude histochemique des végétaux d'une méthode permettant la coloration vitale et postvitale des graisses dans la cellule animale. *Ibid.*, 9 juillet 1923, p. 540.

Abréviations.

- A. S. B. F. *Annales de la Société botanique de France.*
A. S. N. B. *Annales des sciences naturelles de botanique.*
C. R. A. S. P. . . . *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris.*
J. de B. *Journal de botanique.*
R. G. B. *Revue générale de botanique.*
R. G. S. *Revue générale des sciences pures et appliquées.*
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.....	9
BUT ET DIVISIONS DE CE TRAVAIL....	10
PREMIÈRE PARTIE. — LES DIVERSES FORMES DE FEUILLES DU PIN	
MARITIME.....	13
<i>Historique des recherches déjà faites sur ce sujet.....</i>	13
<i>Les diverses formes de feuilles du Pin maritime.....</i>	17
I. — Cotylédons.....	19
II. — Feuilles primordiales.....	22
III. — Écailles basilaires.....	27
IV. — Écailles des bourgeons.....	37
V. — Feuilles isolées des rameaux de remplacement.	41
VI. — Feuilles à forme intermédiaire entre l'aiguille et l'écaille.....	47
VII. — Feuilles fasciculées.....	52
a) Structure de la partie moyenne.....	54
1. Épiderme.....	54
2. Hypoderme.....	54
3. Parenchyme chlorophyllien.....	55
4. Endoderme.....	59
5. Péridesme.....	61
6. Gaine subéreuse interne.....	62
7. Faisceaux libéro-ligneux.....	65
8. Canaux sécréteurs du péridesme.....	65
9. Lacune intraligneuse.....	69
10. Son contenu.....	70
11. Cause probable de la formation de la lacune intraligneuse.....	72
b) Structure de la base.....	73
VIII. — Constance de la gaine subéreuse chez les Abiétacées.....	75
Possibilité de l'existence de la gaine subéreuse chez les Cordaïtales.....	77
IX. — Comparaison des divers types de feuilles.....	78
<i>Conclusions de la première partie.....</i>	79

	Pages
DEUXIÈME PARTIE. — ÉVOLUTION DE L'AMIDON DANS LES FEUILLES FASCICULÉES DU PIN MARITIME.....	81
<i>Historique des travaux déjà publiés</i>	81
I. — Recherches cytologiques.....	81
II. — Recherches physiologiques.....	82
III. — Recherches sur les rapports de la production de l'amidon avec sa constitution physico-chimique...	84
IV. — Recherches sur les variations saisonnières et journalières du contenu amylacé des feuilles.....	86
<i>Méthode et technique des présentes recherches</i>	88
<i>Variations naturelles</i>	89
I. — Feuilles âgées de moins d'un an.....	89
II. — Feuilles âgées de plus d'un an.....	92
1. Apparition printanière.....	93
2. Maximum d'été.....	95
3. Variation journalière.....	97
4. Comparaison et explication des variations naturelles.....	99
5. Variations accidentelles.....	101
<i>Variations expérimentales</i>	102
I. — Expériences d'hiver.....	103
II. — Expériences d'été.....	140
1. Action de l'alimentation sucrée.....	104
2. Privation de l'éclairement sans changement de température.....	105
3. Élévation de température à éclairement égal.....	107
<i>Conclusions de la deuxième partie</i>	109
TROISIÈME PARTIE. — ÉVOLUTION DE LA SÉCRÉTION OLÉORÉSINEUSE DANS LES FEUILLES FASCICULÉES DU PIN MARITIME.....	111
<i>Historique des recherches sur la sécrétion oléorésineuse</i>	111
<i>Résultats de nos recherches</i>	115
I. — Lieu de la sécrétion.....	116
II. — Constance et généralité des gouttelettes oléorésineuses dans les feuilles.....	117
III. — Nature chimique des gouttelettes intracellulaires.....	120
1. Action du réactif Nadi.....	123
2. Action du sulfate de bleu de Nil.....	124
3. Action des réactifs dissolvants.....	125
4. Résultats des analyses quantitatives.....	128
IV. — Variations comparatives des oléorésines et des hydrates de carbone intracellulaires.....	129
Variation journalière.....	129
V. — Étude quantitative du contenu cellulaire.....	132

	Pages
1. Tableau des résultats.....	136
2. Remarques sur ces résultats.....	136
3. Graphique.....	138
VI. — Gouttelettes intracellulaires acides.....	140
VII. — Rôle possible des substances oléorésineuses neutres.....	141
1. Action des blessures.....	143
2. Antagonisme d'évolution entre oléorésine et amidon et mort des pins trop résinés.....	144
3. Problèmes de la souche.....	144
4. Résinose.....	145
<i>Conclusions de la troisième partie.....</i>	<i>147</i>
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	149
BIBLIOGRAPHIE.....	155

DEUXIEME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

1° Zoologie : La parthénogenèse.

2° Géologie : Les Ptéridospermées



BORDEAUX

IMPRIMERIE Y. CADORET

3, Place Saint-Christoly, 3